

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ОСВОЕНИЯ СЕВЕРА

С.П. АРЕФЬЕВ

СИСТЕМНЫЙ
АНАЛИЗ БИОТЫ
ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ
ГРИБОВ

Ответственный редактор
доктор биологических наук *П.П. Попов*



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»
2010

УДК 582.284 (571.1) : 581.9
ББК 28.591
А80

Рецензенты

доктор биологических наук *В.А. Мухин*
доктор биологических наук *Н.В. Седельникова*
доктор сельскохозяйственных наук *Б.Е. Чижов*

Утверждено к печати Ученым советом
Института проблем освоения Севера СО РАН

Арефьев С.П.

А80 Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов / С.П. Арефьев. — Новосибирск: Наука, 2010. — 260 с.
ISBN 978-5-02-032213-4.

Настоящая монография — первый опыт установления единых закономерностей организации глобального блока грибной биоты — комплекса афиллофороидных грибов, разрушающих древесину березы (*Betula* L.). Впервые разработаны и реализованы объективные критерии экоморфологической координации видов грибов в рамках единой матричной модели самоорганизующегося типа. В модели скоординированы практически все виды афиллофороидных макромицетов, характерные для ареала березы. Показана применимость модели к грибным сообществам любого масштаба. Построенная модель соотнесена с независимыми от нее филогенетическими системами грибов, а также с параметрами состояния и развития леса, что позволило рассматривать структуру ксилдомицелия в качестве кодированного отражения структуры древостоя. Проанализированы охраняемые списки грибов, вошедших в серию Красных книг Уральского федерального округа.

Для экологов, микологов, лесоведов, систематиков, специалистов в области охраны окружающей среды, студентов вузов соответствующих специальностей.

Без объявления

УДК 582.284 (571.1) : 581.9
ББК 28.591

ISBN 978-5-02-032213-4

© С.П. Арефьев, 2010
© Институт проблем освоения Севера СО РАН, 2010
© Оформление. «Наука». Сибирская издательская фирма РАН, 2010

ВВЕДЕНИЕ

Хотя в последнее время в биологии снова появилась тенденция к сближению грибов с растениями [Змитрович, Вассер, 2004], характерным проявлением которой была гипотеза «красноводорослевого предка» [Demoulin, 1974], грибы в силу своей длительной эволюции в особом эколого-морфологическом направлении сохраняют статус отдельного царства живой природы, составляя специфичный компонент практически всех наземных экосистем. Важнейшая их функция — биологическая деструкция разнообразного по составу и происхождению детрита, сопровождающаяся возвращением в круговорот биогенных веществ. В условиях умеренной зоны грибы в этом плане не имеют себе равных среди прочих деструкторов, так как разрушают основной объем растительного детрита в почвах и напочвенном покрове, особенно в лесах [Бурова, 1986]. Многие грибы встраиваются в биологический поток вещества и энергии в качестве симбионтов или паразитов задолго до гибели своих консортов, направляя и регулируя этот поток посредством выработки биологически активных веществ, чутко реагируя на состояние отдельных организмов и их сообществ. Грибная биота, будучи результатом сложной коэволюции с другими составляющими биоты, и прежде всего с растительностью [Каратыгин, 1993; Clémenton, 2004], является, в сущности, ее преобразованным отражением. В силу этого грибы все чаще используются в оценке состояния экосистем и экологическом мониторинге в качестве обязательного компонента [Стороженко, 2007; Терехова, 2007].

В лесных экосистемах (и других, где в том или ином виде присутствует древесина) ключевой группой грибной биоты являются дереворазрушающие грибы, прежде всего афиллофороидные макромикеты, известные по относящимся к ним трутовикам [Степанова, Мухин, 1979]. Выбор этой группы грибов в качестве модельной для изучения принципиальных закономерностей организации грибной биоты наиболее целесообразен, поскольку афиллофороидные грибы кроме широкого распространения отличаются высоким разнообразием, их основные виды хорошо распознаются в природе и доступны для наблюдения в течение практически всего бесснежного периода. Существенно и то, что это одна из наиболее исследованных групп грибов. С выходом в свет ряда монографических работ по систематике и флористике афиллофороидных грибов [Бондарцев, 1953; Eriksson et al., 1973–1988; Jülich, Stalpers, 1980; Бондарцева, Пармасто, 1986; Gilbertson, Ryvarden, 1986, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994; Бондарцева, 1998; Núñez, Ryvarden, 2000; Akulov et al., 2003; Змитрович, 2008; и др.] экологическое направление их исследования, вбирающее в себя также наработки из области защиты леса и древесины, получило широкую базу для своего развития. При этом если за рубежом преобладающим стал его природоохран-

ный аспект [Knudsen, Vesterholt, 1990; Kotiranta, Niemelä, 1996; etc.], то российскими микологами была воспринята традиция классической экологии [Степанова, Мухин, 1979; Научные основы..., 1992; Мухин, 1993; Бондарцева, 2000; Стороженко, 2002; Змитрович и др., 2003; Сафонов, 2003; и др.], знаменующая диалектический переход от дробления природной системы и изучения отдельных ее сторон к целостному синтетическому знанию.

Вместе с тем, несмотря на основательную проработку отдельных, иногда весьма крупных блоков ксиломикобиоты, единой интегрированной системы ее организации пока не создано. Точнее, такое единство постулируется исходя из основополагающих принципов экологии [Одум, 1975], но не сопровождается конкретными доказательствами, увязывающими во взаимозависимости все известные факты и аспекты. Если попытки создания единой системы на глобальном эколого-географическом уровне из-за большого объема разноплановой информации вызывают скептическое отношение, то, например, экология грибов и филогенетическая систематика представляются принципиально несовместимыми [Леонтьев, Акулов, 2002]. Можно сказать, что развитие систематики грибов после экоморфологической, по сути, системы Э.М. Фриза сопровождалось ее нарастающим противопоставлением экологии. Диалектика развития науки, однако, такова, что вслед за диверсификацией ее направлений должно следовать их соединение, примером чему может служить эволюционно-таксономическая интерпретация экоморфы грибов [Бондарцева, 2002, 2005, 2009; Змитрович, 2006].

Создание единой модели организации грибной биоты, несомненно, представляет большой интерес, но не является «вещью в себе». Только в контексте единства возможно действительное познание разнообразия, что важно, в частности, при установлении критерия вида в систематике. Только целостное знание позволяет установить уникальное место вида в экономике природы и объективно судить о факторах, определяющих его статус. В плане практической экологии это необходимо при использовании дереворазрушающих грибов в качестве биоиндикаторов, в экологическом мониторинге, при оценке грибных ресурсов и охране редких видов [Жлоба, 1987; Karström, 1992; Kotiranta, Niemelä, 1996; Signalarter..., 2000; Сафонов, 2006; Власенко, 2009].

Конечно, задача-максимум в этом плане — воссоздание единой системы организации биоты, и в обыденном смысле она пока неразрешима, как неразрешимы такие задачи и для крупных блоков биоты, в частности для всей биоты дереворазрушающих грибов, представляющей собой их разнородную совокупность. Однако в силу действующего в природе закона подобия, развиваемого современной теорией фракталов [Mandelbrot, 1975; Кроновер, 2000], всеобщие принципы единства могут быть усмотрены и в менее крупных блоках биоты, например в рамках модельного филума грибов, представленного во всей его естественной полноте.

В качестве такого модельного объекта в настоящей работе рассматривается *Betula*-ксиломикокомплекс — комплекс афиллофороидных макромицетов, развивающихся на древесине березы (*Betula* L.) — рода древесных растений, характерного для умеренного пояса Северного полушария, широко в нем распространенного и включающего в себя ряд ведущих лесообразователей. Имеющие-

ся прецеденты обращения исследователей к *Betula*-комплексу [Астапенко, Кутафьева, 1990; Мухин, 1990; и др.] оказались плодотворными, что подтверждает его объективную эколого-синтаксономическую реальность в качестве одного из аспектов мероценона (мероценоза) [Миркин и др., 1989].

А. Тахтаджян [1987] выделяет березовые уже на уровне порядка (*Betulales*), а в семействе березовых (*Betulaceae*) выделяет подсемейство березовых (*Betuloideae*) с родами береза, ольха (*Alnus*), ольховник (*Duschekia*). В р. *Betula* обычно насчитывают 120–140 видов. Особенно велико разнообразие берез в лесной зоне умеренного пояса, где преобладают белокорые березы секции *Albae*. На Крайнем Севере, по торфяникам и в горных тундрах, широко распространены карликовые березы секции *Nanae* (иногда выделяется также близкая к ней секция кустарниковых берез *Fruticosae*). Темнокорые березы секции *Costatae* преобладают на юго-востоке Азии. Наконец, секция *Acuminatae* встречается только в субтропиках. Большинство авторов полагают, что из всех четырех секций рода береза самой примитивной является *Costatae* [Махнев, 1987; Корчагина, 1980; Abbe, 1937, 1938; Hall, 1952; Chen et al., 1999]. Наиболее своеобразный состав трутовиков, описанный в литературе, встречается на дальневосточных темнокорых березах [Любарский, Васильева, 1975; Núñez, Ryvarden, 2000].

Устойчивость древесины березы к дереворазрушающим грибам низкая [Рипачек, 1967; Вакин и др., 1980; Агафонов, 1990], что обусловлено спринтерской жизненной стратегией большинства видов со сравнительно коротким для древесных форм жизненным циклом [Казарян, 1969; Юрцев, 1986], а также благоприятными условиями микоксиллиза в берестяной оболочке.

Продолжительность жизни у разных видов берез составляет обычно 40–120 лет, отдельные деревья живут намного дольше (береза каменная на Дальнем Востоке — до 400 лет [Древесная флора..., 1982]; на севере лесной зоны Западной Сибири отмечены 200-летние деревья березы пушистой, в тундрах Среднего Ямала — 130-летние стволы березы карликовой [Арефьев, 1998a]). Интенсивный рост наблюдается обычно с 10 до 70 лет; к 40–50 годам деревья в благоприятных для березы условиях могут достигать высоты 25–30 м.

Береза относится к твердолиственным породам со сравнительно высокой плотностью (базисная плотность древесины березы повислой 520 кг/м³, в сухом состоянии — 620) и низкой пористостью древесины (59 %) [Боровиков, Уголев, 1989], у ряда темнокорых видов эти показатели значительно выше. Настоящего ядра не образуется, годичные слои малозаметны на всех разрезах [Михайличенко, Сметанин, 1989]. Древесина наиболее распространенных белокорых видов белого цвета с желтоватым или розоватым оттенком. Отличается сравнительно низким содержанием лигнина, экстрактивных веществ, очень высоким содержанием нецеллюлозных полисахаридов, высокой зольностью [Sjostrom, 1981], в элементарном составе — повышенным содержанием марганца и цинка [Fengel, Wegener, 1984].

И.Ю. Коропачинский и Т.Н. Встовская, авторы новой сводки древесных растений Азиатской России [2002], подчеркивают, что в роде *Betula* виды легко гибридизируются между собой, в результате чего в природе гибридные формы имеют широкое распространение и часто описывались в качестве самостоятельных видов. Особенно сильно гибридизация идет в местах, осваиваемых че-

ловеком, где наблюдается тенденция к ассимиляции стенбионтных видов берез видом *B. pendula*. Для всех видов березы характерен значительный полиморфизм, даже в районах, где гибридизация отсутствует. Кроме того, некоторые виды образуют различные ненаследственные формы, особенно в неблагоприятных условиях существования, что усложняет и без того запутанную систематику этого рода. Эти авторы признают видовой статус только 10-11 берез Азиатской России.

Сложность популяционно-генетической структуры р. *Betula* (особенно секции *Albae*) и высокий уровень взаимного перекрывания ее таксонов на видовом и внутривидовом уровнях показывают и многие другие исследования, проведенные в разных частях ареала [Bialobrzeska, Truchanowiczowna, 1960; Васильев, 1961; Гроздова, 1961; Clausen, 1962; Данченко, 1972; Махнев, Пугачев, 1974]. На практике отмечается значительная сложность определения видовой и формовой принадлежности берез даже в рамках специальных исследований. Хотя типичные образцы видов березы имеют характерные отличия, в том числе и по особенностям коры и древесины (что имеет значение и для развития дереворазрушающих грибов), на настоящем этапе исследования *Betula*-ксиломикокомплекса целесообразно рассматривать этот род в качестве единого таксономического континуума. В особенности это касается представителей секции белоствольных берез: повислой (*B. pendula*) и пушистой (*B. pubescens*). В микологической литературе эти виды практически не дифференцируются, а в тех работах, где береза указывается до вида, определение проводится, вероятнее всего, по топическому принципу с определенной долей условности.

В силу циркумголарктического распространения березы как модельного вида в качестве модельного эколого-географического сегмента для построения каркаса единой системы организации ксиломикобиоты рассматривается Западно-Сибирская равнина — одна из крупнейших природных областей Евразии, занимающая большую часть Обь-Иртышского бассейна, площадью лишь немногим менее 3 млн км², характеризующаяся общностью происхождения, развития, рельефа, атмосферной циркуляции [Борисов, 1959; Николаев, 1970; Волкова, 1977; Мильков, 1977; Гвоздецкий, Михайлов, 1978]. Все это определило формирование в течение голоцена упорядоченного биотического континуума, протянувшегося от тундры до степи. Наличие полного, без существенных аномалий широтно-зонального диапазона лесов умеренного пояса делает Западную Сибирь уникальным полигоном для исследования фундаментальных закономерностей формирования лесной биоты, в частности такого важного ее компонента, как дереворазрушающие грибы. Плодотворность системного исследования микобиоты в рамках данного широтно-зонального полигона была убедительно показана В.А. Мухиным [1993], аналогичный подход использовался нами при оценке устойчивости древесно-кустарниковой растительности [Арефьев, 1997г, 1998в]. Весьма актуальным и показательным является изучение динамики компонентов западно-сибирской лесной биоты в условиях интенсивного развития нефтегазового комплекса [Чижов, 1998; Соромотин, 2007].

В.С. Мезенцев и И.В. Карнацевич [1969] выделяют в пределах Западно-Сибирской равнины восемь гидроклиматических зон, в пределах которых развиваются определенные типы растительности и почв. Существуют схемы широт-

но-зональной дифференциации Западно-Сибирской равнины, основанные на использовании иных компонентов природных комплексов или их сочетании в качестве ключевых в рамках ландшафтного подхода [Западная Сибирь, 1963; Физико-географическое районирование..., 1973; и др.]. Большинство имеющихся схем можно свести к некоей общей схеме, когда различия касаются различного толкования ранга зональных единиц (зона, подзона), их выделения или невыделения, хотя в некоторых случаях имеются существенные различия. Наиболее ярко выражены черты зональности в растительном покрове и строении болот [Болота..., 1976].

Составители геоботанического зонирования [Ильина, Махно, 1976; Растительный покров..., 1985] выделяют только три зоны: тундровую, лесную, степную (с их подзонами). Лесостепь они включают в степную зону в качестве подзоны; северную часть лесотундры относят к тундровой зоне, а южную вместе с прилегающей полосой северной тайги выделяют в подзону редколесий. Граница подзон северной и средней тайги проводится не по Сибирским Увалам (как в физико-географическом зонировании), а намного южнее, по правобережью Оби (вследствие преобладания в этой части территории низкопроизводительных заболоченных и лишайниковых сообществ).

В лесорастительном зонировании [Комплексное районирование..., 1980] северная полоса среднетаежной подзоны шириной до 100 км выделяется в отдельную подзону предлесотундровых лесов, за лесотундрой оставляется статус отдельной зоны. В статусе зоны рассматривается и лесостепь, что соответствует данным, говорящим в пользу автохтонности ее флоры [Демьянов, 1996]. В настоящей работе за основу принято геоботаническое районирование с учетом некоторых особенностей лесного районирования, откуда взят статус подзоны предтундровых лесов и редколесий (гипоарктических редколесий), лесотундровой и лесостепной зон. Принятая схема соответствует рассмотренным нами дендрологическим и микологическим критериям зонирования территории [Арефьев, 1997б, 2001в].

Отчетливая зональность — одна из главных особенностей природы Западно-Сибирской равнины. Другая ее черта — исключительная по своим масштабам заболоченность водоразделов, в среднем составляющая около 50 %, а в отдельных районах (Сургутское Полесье) достигающая 70–75 % [Болота..., 1976], при этом большие площади заняты заболоченными лесами. Третья характерная черта — широкое развитие поемности и аллювиальности [Городков, 1946; Петров, 1979; Растительный покров..., 1985]. Две из числа крупнейших мировых рек — Обь и Иртыш — пересекают ее в меридиональном и широтном направлениях, оказывая влияние на климат прилегающей территории. Гидрологический режим рек характеризуется высокими продолжительными половодьями, формирующими особые типы растительности и определяющими особенности ксилмикобиоты периодически затопляемых лесов. Наиболее высокопроизводительные леса располагаются вблизи долин рек и в примыкающей к ним неширокой полосе дренированных краевых водоразделов. Особенно отчетливо это прослеживается на севере региона.

Леса региона входят в состав Западно-Сибирской равнинной лесорастительной страны. Их обобщенная характеристика (включая разные типы лесов, обра-

зованных березой или с ее участием), более подробно рассматривающая южную часть территории, дана в работах Н.А. Ивановой, И.М. Крашенинникова [1934], Г.В. Крылова [1961], Г.В. Крылова и А.Г. Крылова [1969], в монографии «Западная Сибирь» [1963]. Систематизированные в широтно-зональном плане на базе данных лесоустройства сведения представлены в пособии «Комплексное районирование лесов Тюменской области» [1980], ряд обновленных лесостроительных материалов проанализирован в издании «Лесное хозяйство Тюменской области» [2006]. Геоботаническое описание лесов содержится в монографии «Растительный покров Западно-Сибирской равнины» [1985]. Существуют также сводки по отдельным крупным частям региона [Горчаковский, 1949; Ямало-Ненецкий..., 1965; Семериков и др., 1995; Экология..., 1997; и др.].

Наряду с березой важнейшими лесообразующими породами и ее спутниками на территории Западно-Сибирской равнины являются сосна обыкновенная (*Pinus silvestris*), сосна сибирская (*P. sibirica*), реже ель сибирская (*Picea obovata*), на севере лиственница сибирская (*Larix sibirica*), в более южной части осина (*Populus tremulae*), иногда пихта (*Abies sibirica*) и липа (*Tilia cordata*), в поймах ольха серая (*Alnus incana*), тополь черный (*Populus nigra*), реже белый (*P. alba*), древовидные ивы (*Salix alba*, *S. pentandra* и др.), в населенных пунктах широко распространены интродуценты (*Acer nigundo*, *Malus baccata* и др.). Ксиломикокомплексы древесных видов региона определенным образом соотносятся друг с другом [Мухин, 1993; Арефьев, 1997].

В отличие от прочих виды рода береза активно участвуют в формировании лесной и кустарниковой растительности по всему ее широтно-зональному и типологическому диапазону [Горчаковский, 1949; Природная..., 1995; Жильцова, 2005]: на многолетнемерзлых грунтах Крайнего Севера, в условиях засоления лесостепной зоны, в условиях временного затопления интразональных пойм, а также на антропогенных территориях. По сводке И.Ю. Коропачинского и Т.Н. Встовской [2002], в регионе насчитывается четыре вида из трех секций берез: повислая (*Betula pendula*), пушистая (*B. pubescens*); приземистая (*B. fruticosa*) и карликовая (*B. nana*). Наиболее подробные сведения о распространении и взаимоотношениях (гибридизации) отдельных видов и форм берез на территории Западно-Сибирской равнины, по крайней мере в приуральской ее части, содержатся в монографии А.К. Махнева [1987], посвященной внутривидовой изменчивости берез Урало-Сибирского региона. В целом для этой территории характерен упоминавшийся выше эколого-таксономический континуум с преобладанием форм березы повислой на юге и разнообразных форм березы пушистой (в частности, кустарно-гнездовых, извилистых) на севере.

Целью настоящей работы является разработка на примере ксиломикокомплекса березы единой системы организации биоты дереворазрушающих грибов, увязанной с параметрами лесной среды.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи (по схеме: данность — анализ — синтез — проверка):

1. Установить состав, географическое распространение и характерные особенности видов афиллофороидных макромицетов ксиломикокомплекса березы в рамках всего ее ареала.

2. Изучить дифференциацию ксиломикокомплекса березы в пределах западно-сибирского полигона на уровне микоценоэчейки, ценоза и широтно-зонального биома.

3. Выявить основные эколого-функциональные блоки ксиломикокомплекса методами корреляционного и кластерного анализа и соотнести их с факторами формирования микобиоты.

4. Скоординировать компоненты ксиломикокомплекса в рамках единой модели.

5. Провести верификацию модели по данным филогенетической систематики грибов.

6. Провести верификацию модели путем соотнесения ее структуры со структурой древостоя на обобщенном и конкретно-ценотическом уровнях.

7. Провести системный анализ состава грибов, включенных в охранные списки Урало-Сибирского региона.

Таким образом, настоящая работа является первым опытом установления единых закономерностей организации крупного ключевого блока грибной биоты — глобального комплекса афиллофороидных грибов, разрушающих древесину березы; в этом, а также в соотнесении этих закономерностей с параметрами развития и состояния леса состоит ее принципиальная научная новизна.

Автор приносит искреннюю благодарность всем лицам и организациям, благоприятствовавшим работе над монографией, особо признателен Ивану Викторовичу Змитровичу (БИН РАН, г. Санкт-Петербург), принявшему на себя бремя неизменного профессионального и дружеского участия.

ИСХОДНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И МАТЕРИАЛЫ

1.1. СРЕДСТВА МОДЕЛИРОВАНИЯ

Важнейшая задача работы — построение работающей модели ксиломикобиоты. Принципиальным моментом является правильный выбор конструктивных и разрешающих параметров модели в логических пределах между «все ни о чем» и «ничего обо всем». В этой связи можно привести слова известного гидробиолога А.А. Протасова. Обосновывая параметры своей экоморфологической системы, он пишет: «Любая биологическая классификация не может охватить и описать всего разнообразия классифицируемых объектов как из-за большого, как правило, их числа, так и в результате естественной размытости границ классифицируемых подмножеств. Но даже небольшое число хорошо выраженных характеристик частного явления заставляет при классификации находить сходные, общие характеристики, т.е. формировать множество объектов или явлений, обладающих сходными признаками» [1994, с. 81–82]. Ранее аналогичное мнение высказывала В.Д. Александрова [1969], сделавшая обзор классификационных систем в геоботанике.

Выбранный для анализа *Betula*-комплекс афиллофороидных макромикетов, развивающихся на древесине березы (*Betula* L.), обладает оптимальным для моделирования сочетанием характеристик. С одной стороны, имея в качестве детерминанта род древесных растений, широко распространенных в умеренном поясе Северного полушария (с рядом ведущих лесообразователей), он обладает глобальной масштабностью, естественной целостностью, высоким видовым и экоморфологическим разнообразием. С другой стороны, в силу исключения множества факторов трофического плана, а также наиболее сложно организованных зональных составляющих (тропики) в данном ксиломикокомплексе следует ожидать наиболее четкого проявления сущностных закономерностей ксиломикобиоты.

В другом аспекте рассматриваемый ксиломикокомплекс ограничен естественным морфологическим диапазоном, что, согласно учению о жизненных формах грибов [Пармасто, 1965; Бондарцева, 1972, 1974], обеспечило отбор естественной экологической группы видов (в другом аспекте — филума грибов), играющих главную роль в разложении древесины и сопоставимых в едином логическом поле.

Подобные группировки, интегрированные в экосистему леса как подсистемы, качественно отличные от прочих, могут рассматриваться как особо организованные сообщества — (ксило)микоценозы, существование которых так или иначе признается большинством специалистов [Нусек, 1953; Степанова, Мухин, 1979; Работнов, 1985; Сафонов, 2003; и др.]. В синтаксономическом плане, по Б.М. Миркину с соавт. [1989], *Betula*-ксиломикокомплекс можно характеризовать как мероценоз, т.е. обобщенный мероценоз. Собственно мероценоз —

это естественная структурная часть сообщества, экологические связи в которой носят наиболее непосредственный и напряженный характер. Частный случай мероценоза — консорция, формирующаяся вокруг автотрофного детерминанта на основе коэволюции компонентов и также рассматриваемая на разных уровнях обобщения и в разных аспектах (индивидуальная, видовая, родовая, региональная и пр.) [Работнов, 1969; Крутов, 1985]. Одним из планов консорции является сообщество, составленное определенной трофической группой консортов, например дереворазрушающими грибами. Таким образом, необобщенный, конкретный консортивный комплекс афиллофороидных грибов вполне соответствует определению микоценоза по К.А. Каламеэсу [1977] как формы совместного существования в пределах биотопа ценопопуляций грибов, одинаковых по типу питания.

В.В. Астапенко [1989], высказывая некоторые сомнения относительно терминологии, придерживается не системного, а субстратно-экотопического принципа выделения микоценоза, включая в него разные трофические группы грибов. Им анализировался, в частности, комплекс грибов, связанных с березой (микоризообразователи, гумусовые и подстилочные сапротрофы, агарикоподобные ксилотрофы) [Астапенко, Кутафьева, 1990]. Это логично, если вид детерминанта консорции уподобить типу почвы и тем самым признать его вещественной основой биотопа, детерминирующей любое классическое сообщество. Посредством анализа *Betula*-комплекса В.А. Мухиным [1991, 1993] проведена широтно-зональная дифференциация биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Подобные прецеденты обращения исследователей к *Betula*-комплексу не случайны, они еще раз подтверждают его объективную эколого-синтаксономическую реальность и перспективность рассмотрения в качестве модельного ценотического объекта. Учитывая его довольно сложное синтаксономическое положение, целесообразно говорить о консортивном комплексе ксилотрофных афиллофороидных грибов в широком (мероценоз) и в узком смысле (мероценоз, консортивное грибное сообщество).

В свете современных представлений [Гелашвили, Розенберг, 2002] такой консортивный комплекс рассматривается как фрактал микобиоты, не меняющий свойств при масштабировании, с достаточной степенью подобия отражающий общие черты ее организации, не исключая и филогению компонентов как генеральный процесс оформления экологических адаптаций. Понятие фрактала охватывает нелинейные саморазвивающиеся объекты комплексной плоскости, являющиеся разветвленной иерархией самоподобных не вполне регулярных структур разного масштаба; иначе говоря, фрактал — это структура, состоящая из частей, в каком-то смысле подобных целому [Mandelbrot, 1975; Федер, 1991]. Образующим элементом фрактала может выступать матрица.

Обращаясь к структуре выбранного объекта моделирования, можно привести еще одну цитату А.А. Протасова: «Классифицирование заставляет искать взаимосвязи, основанные на усложнении или упрощении структуры или других признаках, которые определяют выстраивание классифицируемых объектов в некоторые ряды, взаимосвязанные группы. Присутствие в классифика-

ции рядов есть предпосылка ее прогностичности» [1994, с. 82–83]. По мнению зоолога Я.И. Старобогатова [1989], прогностичность, в свою очередь, является критерием отличия естественной системы описания живого мира от искусственной. Для построения таких рядов классификации могут использоваться простейшие балльные оценки, однако предпочтительней применение более жестких количественных критериев. Это утверждение применимо и к ординации, которая в отличие от классификации подразумевает наличие одного или нескольких определяющих факторов, по градиенту которых осуществляется упорядоченное размещение объектов [Миркин и др., 1989].

В качестве основного средства для построения экологической модели ксилотики рассматривается экологическая координация — отображение порядка биологических видов и их группировок в экосистемах. Немного забежав вперед, заметим, что по своему типу рассматриваемая модель ксилотики первоначально была близка к обычным эмпирико-статистическим моделям, основанным на ранжировании видов по их основным характеристикам и анализе межвидовой сопряженности [Василевич, Ипатов, 1969; Миркин, Розенберг, 1978]. Однако по ходу постепенного расширения ее рамок становилась все более очевидной необходимость придания ей свойств, присущих моделям самоорганизующегося типа, в основу которых кладется исходная (первичная) матрица и критерии качества модели, т.е. условия разворачивания этой матрицы, позволяющие достичь поставленных целей [Ивахненко, 1982; Розенберг, 1984].

Подобное соединение антиномий в едином конструкте является принципиальным арогенетическим моментом процесса познания, однако на практике оно сталкивается с отсутствием готовых алгоритмов на уровне классической формальной логики. При этом нахождение такого алгоритма из более широкого контекста обычно не предвеляет, а только подтверждает интуитивное решение задачи. Диалектическим алгоритмом моделирования является отображение эволюции объекта исследования в эволюции представлений исследователя об объекте. Если на уровне науки в целом это признается естественным, то на уровне отдельного исследователя (исследования) часто связывается с недостаточным научным профессионализмом. Как и биологическая, эволюция идеи движется спонтанно, требует времени, отбора из большого числа вариантов, хотя результат ее вполне жизнеспособен и объясним. В настоящей работе решение стало результатом многолетней эволюции эмпирико-статистической модели ксилотики через облечение ее в матричную форму и усовершенствование критериев качества модели по мере включения в матрицу новых сведений о составе ксилотики [Арефьев, 1986, 1998а, б, 1999а, б, 2000в–е, 2001д, 2002в, ж, 2003в, г, 2004б, в, 2005а, в, 2006, 2007 и др.]. При этом аналогом расчетного механизма самоорганизации модели (в принципе нетворческого) стал чрезвычайно трудоемкий процесс подбора единственного варианта, соответствующего принятым критериям, «по принципу кроссворда».

Простейшим случаем координации видов является их ординация. Она дает ряд, каждый член которого имеет единственную ординату, соответствующую значению отдельного или комплексного фактора. В соответствии с законом

экологического оптимума наибольшую численность особей (биомассу) в ряду имеет вид, ордината которого соответствует значению фактора в данном биотопе. Численность других видов в ряду по обе стороны плавно уменьшается, очерчивая линию, близкую к параболе. Такое градиентное (клинальное) изменение численности в ординированных рядах является проявлением известного принципа ценотического континуума [Уиттекер, 1980] и рассматривается как объективный критерий построения экологической модели ксиломикоценоза.

Простые ординированные ряды видов представляют собой проекцию всей сложной видовой структуры сообщества на одну из осей его многофакторного логического пространства, поэтому в них соседствуют весьма различные, не ординированные по другим факторам виды; одно значение фактора соответствует нескольким видам. Так, В.А. Мухин [1993] называет по меньшей мере 18 видов ксилотрофных грибов западно-сибирской флоры, способных развиваться при температуре 6–10 °С. Немаловажно и то, что данные лабораторных экспериментов, используемые для ординации грибов, могут не вполне соответствовать экологическим параметрам видов в природе [Рипачек, 1967].

Двухфакторная схема координации обладает формой двоичной матрицы и представляет собой развернутую плоскостную проекцию структуры сообщества; трехфакторная схема имеет форму объемной матрицы. Поскольку число экологических факторов неограниченно велико, для соответствующей упорядоченности видов может потребоваться построение гиперпространственных матриц с четырьмя, пятью и более измерениями, отображение и восприятие которых связано с определенными трудностями и требует определенных упрощающих техник. Независимо от сложности матрицы критерий градиентности численного распределения видов остается действительным для любой ее факторной оси.

Таким образом, для разработки модели ксиломикокомплекса необходимы количественные данные по его составу в оговоренных естественных рамках. Численность видов в настоящее время может быть установлена для достаточно крупных географических областей, содержащих в себе весь широтно-зональный диапазон березовых лесов, к каким относится Западно-Сибирская равнина [Западная Сибирь, 1963; Растительный покров..., 1985]. Здесь, пожалуй, как нигде более, четко выстраивается широтно-зональный трансект, привязка к которому чрезвычайно облегчает поиск макроэкологических закономерностей организации самых разных компонентов биоты [Мухин, 1993; Равкин, 1996; Гашев, 2000] и позволяет провести параллели этих закономерностей на других биотических уровнях.

Полученные на таком трансекте (точнее, на зонально-градуированном западно-сибирском полигоне) данные способны составить каркас модели ксиломикокомплекса, в котором градиентность численного распределения видов сопряжена с градиентностью морфологических параметров их базидиом, связанных с экологией вида через понятие «экоморфа» [Алеев, 1986]. Достройка модели с включением всей полноты ксиломикокомплекса, недоступной для количественного учета, может осуществляться уже на основе соблюдения морфологических градиентов грибов в рядах по типовым описаниям видов

[Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994; Gilbertson, Ryvarden, 1986, 1987; Бондарцева, Пармасто, 1986; и др.] с учетом физиономической, географической и таксономической близости видов, связанных с их экологией [Попов, 1963; Пианка, 1981]. При этом возможно обращение к нелинейной градиентности, проявляющейся циклически (периодически) [Алеев, 1986], в том числе и в комплексной плоскости фрактала [Пайтген, Рихтер, 1993]. Очевидно, что экоморфологический аспект ксиломикокомплекса особым образом увязывается и с его филогенетическим аспектом [Змитрович, Спирин, 2005; Змитрович, 2006, 2011], в частности при отслеживании филогенетических линий грибов в сложнокоординированном экоморфологическом континууме [Арефьев, 2003г].

При ординации видов по данным количественного учета грибов нами использованы следующие показатели. Для измерения экологической близости видов рассчитаны показатели их сопряженности в сообществах разного уровня. При оценке сопряженности в пределах участков использован парный коэффициент корреляции Пирсона [Миркин и др., 1989]:

$$r_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x}) \cdot (y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2 \cdot \sum_{i=1}^N (y_i - \bar{y})^2}}, \quad (1)$$

где x и y — относительные значения численности двух видов в процентах от общей численности грибов, учтенных на березе на i -м участке; N — число участков.

В значениях сопряженности видов, рассчитанных с использованием всех исследованных в Западной Сибири участков, ее субстратная составляющая в значительной степени перекрывается зонально-географической, в то время как расчеты для отдельных зон в значительной мере характеризуют и сопряженность на уровне субстрата (микоценоячейки). Для непосредственной оценки сопряженности видов на уровне субстрата использован вероятностный показатель их парного сочетания в микоценоячейке:

$$p_{xy} = \frac{c_{xy} \cdot (n_1 n_2 + n_1 n_3 + \dots + n_{N-1} n_N)}{C \cdot n_x n_y}, \quad (2)$$

или в централизованной форме:

$$p'_{xy} = \frac{c_{xy} \cdot (n_1 n_2 + n_1 n_3 + \dots + n_{N-1} n_N) - C \cdot n_x n_y}{c_{xy} \cdot (n_1 n_2 + n_1 n_3 + \dots + n_{N-1} n_N) + C \cdot n_x n_y}, \quad (3)$$

где n — численность отдельных видов в учете; n_x и n_y — значения численности для пары данных видов; c_{xy} — число парных сочетаний этих видов в микоценоячейках; N — общее число видов; C — общее число парных сочетаний видов на единичных субстратах.

При $p'_{xy} = 0$ имеет место случайное сочетание видов, при $p'_{xy} > 0$ — положительная сопряженность, при $p'_{xy} < 0$ — отрицательная.

При анализе субстратной специализации грибов использован взвешенный процент числа случаев обнаружения вида на данной категории субстратов от всех случаев обнаружения вида:

$$w_x = \frac{n_x / \sum_{i=1}^N n_i}{n_x / \sum_{i=1}^N n_i + n_y / \sum_{i=1}^N n_i} \cdot 100,$$

где n_x — число случаев обнаружения вида на данной категории субстратов; n_y — число случаев его обнаружения на другой категории субстратов; N — число видов.

Другие методические аспекты построения и проверки модели (в частности путем соотнесения структуры смоделированного ксиломикокомплекса и структуры древостоя с расчетом таксационных показателей) целесообразно рассмотреть в контексте соответствующих глав.

1.2. КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ ГРИБОВ

Исходный материал исследований составили данные количественного учета афиллофороидных макромицетов. Мы использовали модификацию методики В.А. Мухина [1984, 19856], в соответствии с которой учет ведется по ходу произвольного маршрута в пределах исследуемой территории, а естественными единицами учета являются заселенные грибами древесные субстраты (микоченойчейки). Учетный коридор, позволяющий соотносить полученные данные с площадью при известной длине маршрута, не устанавливался; результатом проведенных учетов стала относительная численность видов на данном участке и на различных категориях субстратов [Арефьев, 1998а, 2002ж]. Грибы фиксировали исходя из принципа: один несущий базидиомы вида древесный субстрат (изначально целостное дерево в лесотаксационном понимании, в любой степени сохранности) — одна условная особь вида независимо от числа, размера и распределения его базидиом в пределах субстрата. Термин «особь» по отношению к грибам — спорный [Змитрович, 2006], по совету Р. Риклефса [1979, с. 11] («...мы готовы воспользоваться всем, что окажется полезным... но которое в дальнейшем... можно будет отбросить») он принимается только для простоты изложения. В контексте данной работы наличие гриба определенного вида наиболее целесообразно рассматривать как маркер определенного состояния древесного субстрата.

Учет велся на березовых (р. *Betula*) субстратах, которые даже на поздних стадиях разложения хорошо распознаются по характерной коре. После описания субстрата обнаруженные на нем виды грибов вносили в ведомость в том порядке, в котором они распределены по ходу его обследования от основания до вершины, что показывает ординацию видов по этому градиенту. Вид большинства афиллофороидных макромицетов можно достаточно уверенно определить в полевых условиях (иногда с помощью лупы). В случаях, когда определение требовало дополнительных средств, образцы отбирали [Бондарцев, Зин-

гер, 1950; Ниемея, 2001] и вносили в ведомость учета после определения в условиях лаборатории согласно номеру образца.

Конфигурация маршрута определялась формой исследуемого участка. В крупных однородных массивах маршруты были более или менее прямыми, иногда привязанными к естественным или искусственным ориентирам (берегам, тропам, визирам и пр.) — параллельно им на некотором удалении. Чаще всего маршрут шел галсами, от одного заселенного грибами субстрата до ближайшего и далее, что позволяло при наименьшем удалении от исходной точки охватить значительную площадь. На небольших участках делали челночные маршруты, помечая обследованные субстраты, что позволяло охватить практически весь участок при необходимости определить абсолютную численность грибов на нем.

При определении репрезентативного объема работ [Доспехов, 1973; Программа и методика..., 1974; Лакин, 1990] главной придержкой было число заселенных грибами березовых субстратов, которое в отдельном учете, как правило, составляло не менее 100. При этом число учтенных особей грибов в силу наличия многовидовых микоценозеек обычно превышало число субстратов (иногда в 3–4 раза); на отдельных крупных буреломных березах в южной тайге фиксировалось до 18 видов грибов. В некоторых представляющих особый интерес случаях (на северном и южном пределах лесной зоны, в парках и пр.) учет был целесообразен и при меньшем числе субстратов и особей грибов. Наименьший объем учета, позволяющий с определенной достоверностью судить о статистических закономерностях распределения, — 30 особей. Протяженность маршрута и время работы на нем сильно разнятся в зависимости от обилия грибов, особенностей субстратов, проходимости участка. Обычно развернутая длина маршрута составляла не менее 1 км.

За один субстрат принималось целое дерево, растущее или погибшее, т.е. ствол с ветвями, отдельно отходящий (отходивший) от уровня почвы. Искусственно или естественно расчлененный субстрат рассматривался как одно целое, если его можно было восстановить по имеющимся фрагментам. Иногда фрагменты разных валежных субстратов бывают сильно перемешаны (например, в горельниках), что может приводить к неточностям в учете, но очевидно, что при этом «недоучет» грибов на одних субстратах уравнивается их «перечетом» на других, что минимизирует систематическую ошибку и не вносит принципиальных искажений в соотношения численности видов. Очень важно тщательное обследование валежных субстратов по всей их длине, особенно в области вершины; часто отдельные виды могут быть обнаружены только при переворачивании лежащего на почве ствола. При работе с крупным сухостоем, очевидно, могут остаться незамеченными (или неопределенными до вида) мелкие базидиомы в верхней части ствола и кроны. Они могут быть распознаны при помощи бинокля, но полностью устранить этот недочет вряд ли возможно и его следует рассматривать как некоторую систематическую ошибку учета. В меньшей степени это характерно для учета паразитических видов на живых деревьях, поскольку на березовых стволах они развиваются, как правило, невысоко. Однако «недоучет» в таких случаях возможен из-за меньшего внимания

учетчика к растущим деревьям, на которых базидиомы встречаются значительно реже и менее обильно, чем на погибших.

При учете выделяли несколько категорий древесных субстратов, определяющих эколого-функциональную специфику заселяющих их грибов [Синадский, 1977; Бондарцева, 2000]. Первая — жизнеспособные растущие деревья. Для них специфичны паразитические грибы (стволовые и корневые паразиты), вызывающие центральную хроническую гниль. Растущие деревья с существенными механическими повреждениями поражаются так называемыми раневыми паразитами и могут быть отнесены уже к следующей категории субстратов — раневым. К ним относятся ветровал и бурелом, на которых паразиты могут развиваться еще прижизненно. Обычно такие паразиты продолжают развиваться сапротрофно вместе с раневыми грибами, которые проникают непосредственно в обнаженную древесину. К этой же категории относятся различные порубочные субстраты: пни и стволы, характеризующиеся различным составом поражающих их грибов. Третья категория — усохшие на корню механически целостные деревья. Для таких субстратов (а также для крупных целостных участков раневых субстратов) характерны грибы, проникающие в древесину через естественные перфорации коры. Эта категория субстратов развивается в три фазы: от суховершинного дерева (фаза может выпадать) через сухостой (наиболее специфичную фазу) к производному от него валежнику, обычно утрачивающему исходную целостность. Сухостой с отслоившейся корой или поврежденный ходами насекомых близок к раневым субстратам и может заселяться раневыми грибами, а иногда и энтомохорными грибами [Красуцкий, 2005], не свойственными березе. Подобное промежуточное положение между усохшими и раневыми занимают горелые субстраты, на которых встречаются и некоторые специфичные виды грибов [Арефьев, 2000б].

1.3. ОПИСАНИЕ ИССЛЕДУЕМЫХ УЧАСТКОВ

Отдельные учеты проводили в пределах участков леса с приблизительно одинаковыми таксационными характеристиками, такие участки обычно соответствовали лесоустроительному выделу или группе смежных близких по своим характеристикам выделов. Описание лесных участков брали из планов лесоустройства, а также производили его визуально-измерительными методами (с измерением высоты и подсчетом годовичных колец) или, чаще, посредством визуальной оценки древостоя и живого напочвенного покрова на зонально-типологической основе [Крылов и др., 1958; Крылов, 1961; Комплексное районирование..., 1980; Смолоногов, 1990; Рекомендации..., 1991; Шишкин, 1997; и др.]. В силу специфики работы оценивали прежде всего показатели развития березы (независимо от ее доли в древостое), принимая во внимание, что не только ее возраст и высота, но и бонитет в ряде случаев могут отличаться от показателей развития других пород. Наиболее точные (инструментальные и фондовые) данные, полученные с 50 участков, использованы для проверки методики расчета показателей древостоя по составу ксиломи-коценоза.

При визуальной оценке возраста березы для уточнения использовали некоторые хронологические привязки. Так, вблизи населенных пунктов и вдоль крупных рек южной части региона весьма обычны леса, образовавшиеся на месте вырубок 1941–1945 гг., а также периода индустриализации (1930-е гг.). Рядом с некоторыми северными поселками (Каменное, Красноселькуп и др.) современные леса произрастают на месте вырубок, приуроченных к их строительству в начале 1930-х годов. Широкое распространение, в частности в удаленных от жилья районах, имеют леса, образовавшиеся на гарях 1916–1924, 1952–1955, 1988–1989, на севере — 1975–1977 гг. [Фондовые материалы..., 1951–2005; Гашев и др., 1997, 1998]. На севере региона обычны древостои, образовавшиеся после резкого похолодания 1881–1895 гг., особенно в теплые 1895–1920 гг. [Природа..., 1995; Ваганов и др., 1996; Арефьев, 1997г, 1998в]; в долинах рек региона — после высоких продолжительных паводков 1914, 1941, 1968 и 1979 гг. [Ландшафтно-гидрологические характеристики..., 1989; Агафонов, 1998]. О возрасте березы позволяют судить и характерные фазы восстановительно-возрастной динамики темнохвойных лесов [Смолоногов, 1990]: так, смена березы хвойными и ее массовое выпадение из верхнего яруса в условиях средней тайги происходит в возрасте 70–80 лет.

Для разновозрастных древостоев мы давали не дифференцированную по возрастным группам, а усредненную интегральную оценку возраста верхнего яруса, что более целесообразно при соотнесении с данными расчета параметров древостоя по описанной в гл. 7 методике. Бонитет древостоя при визуальной оценке определяли по типу леса, а среднюю высоту — по возрасту с использованием бонитировочной таблицы [Лесотаксационный справочник, 1980].

При обследовании нарушенных лесов (не покрытых лесом лесных земель — гарей, вырубок, сухостоев) оценивалось их исходное состояние по имеющимся лесостроительным материалам, остаткам или аналогам. Антропогенно трансформированные леса и искусственные насаждения ввиду значительной неоднородности их структуры обследовались в рамках участков, объединенных прежде всего трансформирующим фактором или комплексом факторов. Отдельными территориальными блоками обычно обследовались урбанизированные и промышленные территории, где распределение грибов может носить ярко выраженный контактный характер, при этом непрерывность учета нарушается, а его результаты складываются из отдельных разных по объему фрагментов [Арефьев, 1997в, 2000г, 2001б, 2002а, д и др.; Тюмень..., 2002]. Более детальная систематизация таких материалов, например по Тюмени, в принципе возможна [Город..., 1996; Природный комплекс..., 2000], но на настоящем этапе работы такой задачи не ставилось.

1.4. ОБЪЕМ РАБОТ

Репрезентативные учеты проведены во всех широтно-зональных условиях Западно-Сибирской равнины от лесостепи до лесотундры, а также в зоне типичных безлесых тундр на завезенных лесоматериалах (рис. 1). С 1995 по 2005 г. проведено 223 учета на участках, довольно равномерно распределенных по большей части территории Западно-Сибирской равнины. В общей сложности

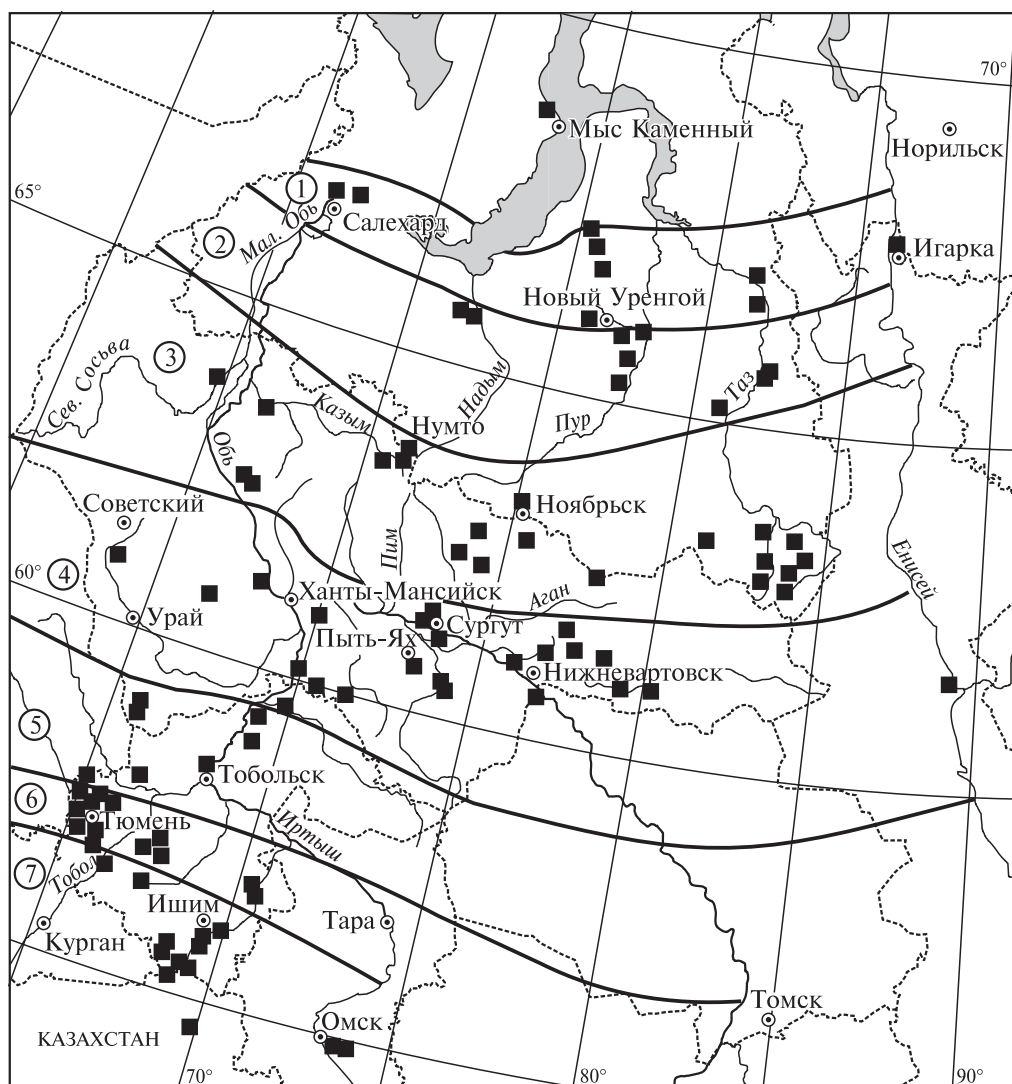


Рис. 1. Пункты проведения количественных исследований ксиломикобиоты на территории Западно-Сибирской равнины.

Природные зоны: 1 — лесотундра; 2 — гипоарктические редколесья; 3 — северная тайга; 4 — средняя тайга; 5 — южная тайга; 6 — подтайга; 7 — лесостепь.

обследовано 20 730 заселенных грибами березовых субстратов, учтено 34 160 условных особей афиллофороидных грибов 67 видов (табл. 1).

Дополнительные учеты проведены на территории Москвы и в окрестностях Риги (Латвия). В ряде случаев, в частности на особо охраняемых природных территориях Тюменской области (Верхне-Тазовский заповедник, природный парк «Нумто», Елизаровский заказник, система экомониторинга Среднего Приобья, Нижнетавдинский полигон экомониторинга, биостанция «Кучак», Тюменский,

Таблица 1

Результаты количественных исследований грибов на древесине березы

Показатель	Западно-Сибирская равнина									Москва	Латвия
	Типичная тундра	Лесо-тундра	Редко-лесья	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Под-тайга	Лесо-степь	Всего		
Участков	1	14	17	45	35	15	71	25	223	1	1
Субстратов	92	1333	2100	4479	2734	1025	7184	1782	20729	127	127
Особей	134	1550	2601	6268	4907	2641	12 741	3318	34 160	204	206
Видов*	12	29	27	36	42	49	50	38	63	21	19

* В учете не дифференцированы *Daedaleopsis confragosa* s. l., *Phellinus igniarius* s. l., *Ph. laevigatus* + *Ph. lundellii*, *Oxyporus corticola* + *O. ravidus*, *Trametes versicolor* + *T. ochracea*. При дифференциации всего 67 видов.

Юргинский, Новотоповский, Иевлевский, Южный, Таволжанский и другие заказники), количественный учет грибов проведен на всех древесных и кустарниковых породах [Арефьев, 2001а, 2002г, д, 2003а, 2004а, 2005б; Арефьев, Елистратова, 2004]. В черте Тюмени на 33 породах учтено около 6000 особей грибов 76 видов [Арефьев, 1997в; Тюмень..., 2002; Начальный этап..., 2002]. Для сравнительного анализа экологии грибов в разных ксиломикокомплексах использованы также данные количественного учета грибов на кедре (сосне кедровой сибирской) на 31 участке в Прииртышье и наблюдения на 120 участках на территории Тюменской области [Арефьев, 1987, 1989, 1990, 1991, 1993, 1996а, 2001г и др.].

Очевидно, что собранный фактический материал в совокупности с имеющимися в литературе сведениями достаточно репрезентативен для решения поставленных задач.

Глава 2

ВИДОВОЙ СОСТАВ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА БЕРЕЗЫ В КОНТЕКСТЕ МИКОБИОТЫ УМЕРЕННОГО ПОЯСА

Афиллофороидными называют группу высших базидиальных грибов, ядро которой составляют ксилотрофы. В отличие от других близких групп грибов, развивающихся на древесине (прежде всего агарикоидных), они образуют плодовые тела сравнительно жесткой консистенции, тяготеющие к форме латерально прикрепленной шляпки (от распростертых до роговидных) с различным типом гименофора (гладким, складчатым, зубчатым, шиповидным, трубчатым, пластинчатым), обычно не отделяющегося от ткани шляпки. Кроме того, многие афиллофороидные макромизеты способны к многолетнему существованию, что достигается дифференциацией гиф плодового тела и существенно отличает их от других групп высших базидиальных грибов [Бондарцева, 1998; Спирин, 2003]. Наиболее характерные представители группы — так называемые трутовики, характеризующиеся трубчатым гименофором.

Афиллофороидные грибы играют ведущую роль в процессах деструкции древесины. Некоторые из них обитают на почве, являясь сапротрофами на гумусе и опаде либо микоризообразователями высших растений. Велико число

патогенных видов, причиняющих ущерб лесным насаждениям и в меньшей степени сельскохозяйственным культурам.

В таксономическом плане данную группу грибов долгое время рассматривали в составе единого порядка афиллофоровых — *Aphyllorphorales* s. l., однако в последние десятилетия его гомогенность, равно как и классическое разделение гименомицетов на афиллофоровые и агариковые, была неоднократно подвергнута сомнению (Jülich, 1981; Parmasto, 1986; Змитрович, 1997; Бондарцева, 1998). Рядом авторов предложены многопорядковые системы гименомицетов, однако гомогенность многих предлагаемых групп и их таксономический ранг остаются дискуссионными. В настоящее время рассматриваемый филум обычно определяется как «афиллофороидные грибы», но с соответствующими оговорками иногда употребляется лексически более удобное традиционное название «афиллофоровые».

Базовым экоморфотипом плодового тела грибов данного филума является латерально прикрепленная к возвышающемуся над поверхностью древесному субстрату шляпка (пиляя), наиболее характерная для трутовиков. В рассмотрение включались и примыкающие к нему типы с несовершенной пространственной формой базидиомы, в диапазоне от многолетних слоистых распростертых и полураспростертых базидиом до базидиом с боковой ножкой. За логическими пределами рассмотрения оставались, с одной стороны, виды, базидиомы которых не имеют выраженного пространственного вектора (однолетние распростертые), с другой — виды с совершенной центрической пространственной организацией.

Далее приведен список афиллофороидных макромицетов в системе Nordic Macromycetes [1992, 1997], которые будут рассмотрены в рамках модели ксиломикокомплекса. Для ряда видов приведены синонимы, наиболее показательные с экоморфологических позиций. Указание вида на древесине березы сделано согласно нашим исследованиям и публикациям других авторов [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1964, 1973, 1975, 1986, 1992, 1998, 2000 и др.; Бондарцева, Пармasto, 1986; Бондарцева и др., 2000; Давыдкина, 1980; Демидова, 1963; Жуков, 1978, 1985а, б; Змитрович, 1999; Карпова-Бенуа, Бенуа, 1972; Коткова и др., 2002; Крутов, 1992; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Любарский, Васильева, 1975; Михайлова, 1993; Мухин, 1991, 1993 и др.; Негруцкий, 1973; Ниемеля, 2001; Николаева, 1961, 1967; Пармasto, 1955, 1959, 1967; Петренко, 1978; Петров, 1991; Растения..., 2003; Сафонов, 2000; Спирин, 2003; Ставищенко, 2000а–в, 2002а, б; Ставищенко, Мухин, 2002; Степанова-Картавенко, 1967; Стороженко, 2002; Bondartseva et al., 2000; Cooke, 1956; Cerny, 1985; Creveld et al., 1983; Dai, 1999; Eriksson, Ryvarden, 1973, 1975, 1976; Eriksson et al., 1978, 1981, 1984; Gilbertson, 1980; Gilbertson, Ryvarden, 1986, 1987; Hjortstam et al., 1988; Jülich, Stalpers, 1980; Knudsen et al., 1993; Kotiranta, Niemelä, 1996; Kotiranta, Mukhin, 2000; Kotiranta et al., 2009; Larsen, Cobb-Poulsen, 1990; Maas, 1974; Niemelä, 1998; Nordic Macromycetes, 1992, 1997; Núñez, Ryvarden, 2000; Overholts, 1953; Parmasto, 1977; Pilát, 1936; Romell, 1911; Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994; Spirin, Zmitrovich, 2003; Tortic, 1987; Zmitrovich, 2003; и др.].

SCHIZOPHYLLALES

Schizophyllaceae

- **Auriculariopsis ampla* (Lév.) Maire. — *Schizophyllum amplum* (Lév.) Nakasone
- **Byssomerulius corium* (Fr.) Parmasto. — *Meruliopsis corium* (Pers.: Fr.) Ginns
- **Chondrostereum purpureum* (Pers.: Fr.) Pouzar

- **Gelatoporia pannocincta* (Romell) Niemelä. — *Ceriporiopsis pannocincta* (Romell) Gilbertson et Ryvarden
**Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres.
Irpicodon pendulus (Alb. et Schwein.: Fr.) Pouzar
**Meruliopsis taxicola* (Pers.: Fr.) Bondartsev in Parmasto. — *Gloeoporus taxicola* (Pers.: Fr.) Gilbertson et Ryvarden
**Merulius tremellosus* Schrad.: Fr. — *Phlebia tremellosa* (Schrad.: Fr.) Nakasone et Burdsall
**Panellus violaceofulvus* (Batsch: Fr.) Singer. — *Scytinotus ringens* (Batsch: Fr.) P. Karst.
**P. mitis* (Pers.: Fr.) Singer. — *Sarcomyxa mitis* (Pers.: Fr.) comb. ined.
**P. serotinus* (Schrad.: Fr.) Kühner. — *Sarcomyxa serotina* (Schrad.: Fr.) P. Karst.
**P. stypticus* (Bull.: Fr.) P. Karst.
**Phlebia radiata* Fr.
**Ph. rufa* (Pers.: Fr.) M. P. Christ. — *Merulius rufus* Pers. ex Fr.
**Plicatura crispa* (Pers.: Fr.) Rea. — *Plicaturopsis crispa* (Pers.: Fr.) D.A. Reid. — *Scytinotus crispus* (Pers.: Fr.) Spirin et Zmitrovich.
**P. nivea* (Sommerf.: Fr.) P. Karst.
**Punctularia strigoso-zonata* (Schwein.) Talbot. — *Merulius strigoso-zonatus* Schwein. — *Stereum strigoso-zonatum* (Schwein.) Cunn.
**Schizophyllum commune* Fr. Fr.

PHANEROCHAETALES

Rigidoporaceae

- Castanoporus castaneus* (Lloyd) Ryvarden. — *Merulius castaneus* Lloyd
Ceriporia excelsa (Lundell) Parmasto
C. purpurea (Fr.) Donk. — *Meruliopsis purpurea* (Fr.) Bondartsev
C. reticulata (Hoffm.: Fr.) Domański
**Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar. — *Abortiporus borealis* (Fr.) Singer
**Climacodon septentrionalis* (Fr.) P. Karst. — *Hydnum septentrionale* Fr.
**C. pulcherrimus* (Berk. et Curtis) T.L. Nicol.
Leucophellinus irpexoides (Pilát) Bondartsev et Singer. — *Trametes irpexoides* Pilát. — *Oxyporus mollissimus* (Pat.) Parmasto
**Oxyporus borealis* G.M. Jenssen et Ryvarden
**O. corticola* (Fr.) Parmasto
**O. latemarginatus* (Durieu et Mont.) Donk. — *Tyromyces zillingianus* Durieu et Donk
**O. obducens* (Pers.) Donk
O. phellodendri Bondartsev et Lj. N. Vasilieva in Bondartsev
O. philadelphi (Parmasto) Domański
**O. populinus* (Schumach.: Fr.) Donk
**O. ravidus* (Fr.) Bondartsev et Singer. — *Polystictus ravidus* Sacc.
**Physisporinus vitreus* (Pers.: Fr.) P. Karst. — *Rigidoporus vitreus* (Pers.: Fr.) Donk
**Ph. sanguinolentus* (Alb. et Schwein.: Fr.) Pilát. — *Rigidoporus sanguinolentus* (Alb. et Schwein.: Fr.) Donk
**Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvarden. — *Podoporia nigrescens* (Berk.) Bondartsev
R. undatus (Pers.: Fr.) Donk

ALEURODISCALES

Corticaceae

**Cytidia salicina* (Fr.: Fr.) Burt.

APORPIALES

Aporpiaceae

**Aporpium caryae* (Schwein.) Teixeira et D.P. Rogers. — *Protomerulius caryae* (Schwein.) Ryvarden

ATHELIALES

Atheliaceae

Ceraceomerulius albostramineus (Torrend) Ginns

**C. serpens* (Tode: Fr.) J. Erikss. et Ryvarden. — *Ceraceomyces serpens* (Tode: Fr.) Ginns. — *Merulius porinoides* Fr.: Fr.

BOLETALES

Paxillaceae

Serpula aurea (Fr.: Fr.) P. Karst. — *Pseudomerulius aureus* (Fr.) Jülich

S. himantioides (Fr.) P. Karst.

S. lacrimans (Wulfen: Fr.) J. Schrot.

S. panuoides (Fr.: Fr.) Zmitrovich

STEREALES

Chaetodermataceae

**Boreostereum radiatum* (Peck) Parmasto. — *Stereum radiatum* Peck

Columnocystis abietina (Pers.: Fr.) Pouzar. — *Thelephora abietina* Fr. — *Stereum abietinum* (Pers. ex Fr.) Epicr.

C. ambigua (Peck) Pouzar. — *Stereum ambiguum* Peck

Lopharia cinerascens (Schwein.) Cunn. — *Thelephora cinerascens* Schwein. — *Stereum cinerascens* (Schwein.) Maas

L. mirabilis (Berk. et Broome) Pat. — *Radulum mirabile* Berk. et Broome

Cylindrobasidiaceae

**Cylindrobasidium evolvens* (Fr.: Fr.) Jülich. — *C. laeve* (Pers.: Fr.) Chamuris

Peniophoraceae

Amylostereum areolatum (Fr.) Boidin

A. hailletii (Fr.: Fr.) Boidin

Peniophora pini (Fr.) Boidin. — *Thelephora pini* Fr. — *Stereum pini* (Fr.) Fr.

P. rufa (Fr.: Fr.) Boidin. — *Stereum rufum* Fr.

Porostereum spadiceum (Pers.: Fr.) Hjortstam et Ryvarden

**Stereum gausapatum* Fr.

**S. hirsutum* (Willd.: Fr.) S.F. Gray

S. ochraceo-flavum (Schwein.) Ellis

**S. ostrea* (Blume et Nees ex Fr.) Fr.

**S. rugosum* (Pers.: Fr.) Fr.

**S. sanguinolentum* (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr.

**S. subtomentosum* Pouzar

**Xylobolus subpileatus* (Berk. et Curtis) Boidin. — *Stereum subpileatum* Berk. et Curtis

FISTULINALES

Fistulinaceae

**Fistulina hepatica* Schaeff.: Fr.

HYPHODERMATALES

Chaetoporellaceae

Antrodiella americana Ryvarden et Gilbertson.

**A. citrinella* Niemelä et Ryvarden

**A. faginea* Vampola et Pouzar

**A. foliaceo-dentata* (T.L. Nicol.) Gilbertson et Ryvarden. — *Irpex foliaceo-dentatus* T.L. Nicol.

**A. hoehnelii* (Bres.) Bourdot et Galzin. — *Coriolus hoehnelii* (Bres.) Bourdot et Galzin

**A. incrustans* (Berk. et M.A. Curtis ex Cke) Ryvarden. — *Skeletocutis amorphia* var. *vassilkovii* Bondartsev

A. onychoides (Egeland) Niemelä

**A. romellii* (Donk) Niemelä. — *Aporpium vulgare* (Fr.) Bondartsev et Singer

**A. semisupina* (Berk. et M.A. Curtis) Ryvarden. — *Aporpium semisupinum* (Berk. et M.A. Curtis) Bondartsev. — *Tyromyces semisupinus* (Berk. et M.A. Curtis) Murrill

Diplomitoporus crustulinus (Bres.) Domański. — *Tyromyces crustulinus* (Bres.) Parmasto. — *Coriolellus crustulinus* (Bres.) Domański

D. flavescens (Bres.) Domański. — *Trametes flavescens* Bres.

**D. lindbladii* (Berk.) Gilbertson et Ryvarden. — *Tyromyces cinerascens* (Bres.) Bondartsev et Singer

Piloporia sajanensis (Parmasto) Niemelä. — *Datronia sajanensis* (Parmasto) Domański

**Schizopora flavipora* (Cooke) Ryvarden. — *Hyphodontia flavipora* (Cooke) comb. ined.

**S. paradoxa* (Schröd.: Fr.) Donk. — *Hyphodontia paradoxa* (Schröd.: Fr.) E. Langer et Vesterholt

**S. radula* (Pers.: Fr.) Hallenb. — *Hyphodontia radula* (Pers.: Fr.) E. Langer et Vesterholt

**Skeletocutis amorphia* (Fr.: Fr.) Kotl. et Pouzar. — *Gloeoporus amorphus* (Fr.) Clem. et Schear

S. borealis Niemelä

S. carneogrisea A. David

**S. lenis* (P. Karst.) Niemelä. — *Physisporinus lenis* P. Karst. — *Amyloporia lenis* (P. Karst.) Bondartsev et Singer. — *Diplomitoporus lenis* (P. Karst.) Gilbertson et Ryvarden

S. lilacina A. David et Jean Keller

**S. nivea* (Jungh.) Jean Keller. — *Tyromyces semipileatus* (Peck) Murrill

- S. odora* (Sacc.) Ginns. — *Gloeoporus tschulimicus* (Pilát) Bondartsev. — *Ceriporia gilvella* (Pilát) Bondartsev
S. ochroalba Niemelä
S. stellae (Pilát) Jean Keller. — *Fomitopsis stellae* (Pilát) Bondartsev
**S. subincarnata* (Peck) Jean Keller

Steccherinaceae

- Cystostereum murraili* (Berk. et M.A. Curtis) Pouzar. — *Stereum tuberculosum* Fr.
**Irpex lacteus* (Fr.: Fr.) Fr.
I. oreophilus (Lindsey et Gilbertson) Niemelä
**Junghunia pseudozillingiana* (Parmasto) Ryvarden
Junghuhnia semisupiniforme (Murrill) Ryvarden. — *Tyromyces pseudohoehnelii* Bondartsev et Komarova
Steccherinum adustum (Schwein.) Z.S. Bi et G.Y. Zheng
**S. murashkinskyi* (Burt) Maas G.
S. narymicum (Pilát) Parmasto
**S. ochraceum* (Pers. ex Gmelin: Fr.) S.F. Gray
S. robustius (J. Erikss. et Lundell) J. Erikss.
**Trichaptum abietinum* (Dicks.: Fr.) Ryvarden. — *Polystictus abietinus* Fr. — *Hirshioporus abietinus* (Dicks.: Fr.) Donk
**T. biforme* (Fr. in Klotzsch.) Ryvarden. — *T. pergamenum* (Fr.) G. Cunn. — *Polystictus pergamenus* Fr. — *Hirshioporus pergamenus* (Fr.) Bondartsev et Singer
**T. laricinum* (P. Karst.) Ryvarden
T. subchartaceum (Murrill) Ryvarden
**T. fusco-violaceum* (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden. — *Hydnum fusco-violaceum* Ehrenb.

Bjerkanderaceae

- **Abortiporus biennis* (Bull.: Fr.) Singer
**Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst.
**B. fumosa* (Pers.: Fr.) P. Karst.
**Ceriporiopsis aneirina* (Sommerf.: Fr.) Domański
**C. gilvescens* (Bres.) Domański
**C. resinascens* (Romell) Domański
Grifola frondosa (Dicks.: Fr.) Gray
Hapalopilus croceus (Pers.: Fr.) Donk. — *Aurantiporus croceus* (Pers.: Fr.) Murrill
**H. rutilans* (Pers.: Fr.) Murrill. — *Hapalopilus nidulans* (Fr.) P. Karst.
H. salmonicolor (Berk. et M.A. Curtis) Pouzar
H. taxi (Bondartsev) Bondartsev et Singer
Ischnoderma benzoinum (Wahlenb.: Fr.) P. Karst.
**I. resinosum* (Fr.) P. Karst.
**I. scaurum* (Lloyd) Domański
I. trogii (Fr.) Donk
**Loweomyces fractipes* (Berk. et M.A. Curtis) Jülich. — *Abortiporus fractipes* (Berk. et M.A. Curtis) Gilbertson et Ryvarden

- **L. wynnei* (Berk. et Broome) Jülich. — *Tyromyces wynnei* (Berk. et Broome) Donk
**Meripilus giganteus* (Pers.: Fr.) P. Karst.
Pachykytospora tuberculosa (DC.: Fr.) Kotl. et Pouzar. — *Coriolellus tuberculosus* (Pers.) Bondartsev
Spongipellis delectans (Peck) Murrill. — *Sarcodontia delectans* (Peck) Spirin
S. pachydon (Pers.) Kotl. et Pouzar. — *Sarcodontia pachyodon* (Pers.) Spirin
**S. spumeus* (Sowerby: Fr.) Pat. — *Sarcodontia spumea* (Sowerby: Fr.) Spirin
Tyromyces alborubescens (Bourdot et Galzin) Bondartsev. — *Aurantiorporus alborubescens* (Bourdot et Galzin) H. Jahn
**T. chioneus* (Fr.) P. Karst.
**T. fissilis* (Berk. et M.A. Curtis) Donk. — *Aurantiorporus fissilis* (Berk. et M.A. Curtis) H. Jahn
**T. fumidiceps* G.F. Atk.
**T. galactinus* (Berk.) Lowe
**T. kmetii* (Bres.) Bondartsev et Singer. — *Leptoporus carpatorossicus* Pilát

POLYPORALES

Polyporaceae

- Dichomitus campestris* (Quél.) Domański. — *Trametes campestris* Quél.
**D. squalens* (P. Karst.) D.A. Reid. — *Trametes squalens* P. Karst.

CORIOLALES

Coriolaceae

- **Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murrill. — *Daedalea unicolor* Bull.: Fr.
Corioloopsis gallica (Fr.) Ryvarden.
**C. trogii* (Berk.) Domański. — *Trametes trogii* Berk.
**Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schröt.
D. confragosa f. *rubescens* (Alb. et Schwein.) Donk
**D. septentrionalis* (P. Karst.) Niemelä. — *Lenzites septentrionalis* P. Karst.
**D. tricolor* (Bull.: Fr.) Bondartsev et Singer. — *Lenzites tricolor* Bull.: Fr.
**Datronia mollis* (Sommerf.: Fr.) Donk. — *Daedalea mollis* Sommerf. — *Antrodia mollis* (Sommerf.: Fr.) P. Karst.
D. scutellata (Schwein.) Gilbertson et Ryvarden. — *Fomitopsis scutellata* (Schwein.) Domański
**D. stereoides* (Fr.) Ryvarden. — *Antrodia stereoides* (Fr.: Fr.) Bondartsev et Singer. — *Trametes epilobii* P. Karst.
Hexagonia nitida Durieu et Mont.
Lenzites acuta Berk.
**L. betulina* (Fr.) Fr.
L. warnieri Durieu et Mont.
**Poronidulus conchifer* (Schwein.: Fr.) Murrill
**Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.: Fr.) P. Karst. — *Trametes cinnabarina* Fr.
**Trametes cervina* (Schwein.) Bres. — *Coriolellus cervinus* (Schwein.) Kotl. et Pouzar
**T. gibbosa* (Pers.: Fr.) Fr.
**T. hirsuta* (Wulfen: Fr.) Pilát. — *Coriolus hirsutus* (Wulfen: Fr.) Quél.

- **T. ljubarskyi* Pilát. — *Haploporus ljubarskyi* (Pilát) Bondartsev et Singer
- **T. ochracea* (Pers.) Gilbertson et Ryvarden. — *T. zonata* (Fr.) Pilát. — *Coriolus zonatus* (Nees: Fr.) Quél.
- **T. pubescens* (Schumach.: Fr.) Pilát. — *Coriolus pubescens* (Schumach.: Fr.) Quél.
- **T. suaveolens* L.: Fr.
- **T. tephroleuca* Berk. — *Coriolus tephroleucus* (Berk.) Bondartsev
- T. velutina* (Fr.) G. Cunn.
- **T. versicolor* (L.: Fr.) Pilát. — *Coriolus versicolor* (L.: Fr.) Quél.

Fomitaceae

- **Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr.

FOMITOPSIDALES

Phaeolaceae

- Amylocystis lapponica* (Romell) Bondartsev et Singer
- **Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill
- Leptoporus mollis* (Pers.: Fr.) Pilát. — *Tyromyces mollis* (Fr.) Kotl. et Pouzar
- **Oligoporus balsameus* (Peck) Gilbertson et Ryvarden. — *Postia balsamea* (Peck) Jülich
- **O. floriformis* (Quél.) Gilbertson et Ryvarden. — *Postia floriformis* (Quél.) Jülich. — *Tyromyces floriformis* (Quél.) Bondartsev et Singer
- **O. ptychogaster* (F. Ludw.) Falck. — *Tyromyces ptychogaster* (F. Ludw.) Donk
- O. rennyi* (Berk. et Broome) Donk
- **O. sericeomollis* (Romell) M. Bondartseva. — *Tyromyces sericeomollis* (Romell) Bondartsev et Singer. — *Chaetoporellus litschaueri* (Pilát) Bondartsev
- **O. stipticus* (Pers.: Fr.) Gilbertson et Ryvarden. — *Postia stiptica* (Pers.: Fr.) Jülich. — *Tyromyces albidus* (Secr.) Donk
- Parmastomyces mollissimus* (Maire) Pouzar. — *P. transmutans* (Overh.) Ryvarden et Gilbertson. — *Tyromyces kravtzevianus* Bondartsev et Parmasto
- **Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.
- **Postia alni* Niemelä et Vampola
- **P. caesia* (Shrad.: Fr.) P. Karst. — *Tyromyces caesius* (Schrad.: Fr.) Murrill
- P. fragilis* (Fr.) Jülich. — *Tyromyces fragilis* (Fr.) Donk. — *Oligoporus fragilis* (Fr.) Gilbertson et Ryvarden
- P. guttulata* (Peck) Jülich. — *Tyromyces pseudoalbidus* M. Bondartseva
- P. hibernica* (Berk. et Broome) Jülich. — *Tyromyces subsericeomollis* (Romell) J. Erikss.
- **P. lactea* (Fr.) P. Karst. — *Tyromyces lacteus* (Fr.) Murrill
- P. lateritia* Renvall
- P. leucomallella* (Murrill) Jülich. — *Tyromyces trabeus* (Rostk.) Parmasto
- P. lowei* (Pilát) Jülich
- P. persicina* Niemelä
- P. placenta* (Fr) M.J. Larsen et Lombard. — *Oligoporus placentus* (Fr.) Gilbertson et Ryvarden
- P. subcaesia* (A. David) comb. ined. — *Tyromyces subcaesius* A. David
- **P. tephroleuca* (Fr.) Jülich. — *Tyromyces tephroleucus* Fr.

- **P. undosa* (Peck) Jülich. — *Tyromyces undosus* (Peck) Murrill
Pycnoporellus alboluteus (Ellis et Everh.) Kotl. et Pouzar. — *Irpex woronowii* Bres.
**P. fulgens* (Fr.) Donk. — *Hydnum fulgens* Fr. — *Hapalopilus fibrillosus* (P. Karst.)
Bondartsev et Singer

Fomitopsidaceae

- **Antrodia albida* (Fr.) Donk. — *Lenzites albida* Fr. — *Coriolellus serpens* (Fr.)
Bondartsev
A. albobrunnea (Romell) Ryvarden. — *Tyromyces albobrunneus* (Romell) Bondartsev
A. crassa (P. Karst.) Ryvarden. — *Physisporinus crassus* P. Karst. — *Amyloporia crassa*
(P. Karst.) Bondartsev et Singer. — *Fomitopsis crassa* (P. Karst.) Bondartsev
**A. heteromorpha* (Fr.: Fr.) Donk. — *Daedalea heteromorpha* Fr.
A. macra (Sommerf.) Niemelä. — *Coriolellus salicinus* (Bres.) Bondartsev
A. malicola (Berk. et M.A. Curtis) Aoshima. — *Trametes malicola* Berk. et M.A. Curtis
A. mellita Niemelä et Penttilä
A. primavea Renvall et Niemelä
A. pulvinascens (Pilát) Niemelä
A. radiculosa (Peck) Gilbertson et Ryvarden
A. ramentacea (Berk. et Broome) Donk. — *Coriolellus ramentaceus* (Berk. et Broome)
Donk
**A. serialis* (Fr.) Donk. — *Coriolellus serialis* (Fr.) Murrill
A. sitchensis (D.V. Baxter) Gilbertson et Ryvarden
**A. sinuosa* (Fr.) P. Karst. — *Coriolus sinuosus* (Fr.) Bondartsev et Singer
**A. variiformis* (Peck) Donk
**A. xantha* (Fr.) Ryvarden — *Amyloporia xantha* (Fr.) Bondartsev et Singer
**Daedalea dickinsii* (Berk.) Yasuda
**D. quercina* Fr.
**Fomitopsis cajanderi* (P. Karst.) Kotl. et Pouzar. — *Fomitopsis subrosea* (Weir)
Bondartsev et Singer. — *Fomes cajanderi* P. Karst.
**F. pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst. — *Fomes pinicola* Cke
**F. rosea* (Alb. et Schwein.: Fr.) P. Karst. — *Fomes roseus* Cke
**Gloeophyllum abietinum* (Bull.: Fr.) P. Karst. — *Daedalea abietina* Fr.
G. odoratum (Wulfen: Fr.) Imazeki. — *Osmoporus odoratus* (Wulfen: Fr.) Singer
**G. protractum* (Fr.) Imazeki. — *Trametes protracta* Fr. — *Osmoporus protractus* (Fr.)
Bondartsev
**G. sepiarium* (Fr.) P. Karst. — *Daedalea sepiaria* Wulfen. — *Lenzites sepiaria* Wulfen:
Fr.
**G. trabeum* (Pers.: Fr.) Murrill. — *Daedalea trabea* Pers. — *Coriolopsis trabea* (Pers.:
Fr.) Bondartsev et Singer
Laricifomes officinalis (Vill.: Fr.) Kotl. et Pouzar. — *Fomitopsis officinalis* (Vill.: Fr.)
Bondartsev et Singer
**Osteina obducta* (Berk.) Donk. — *Oligoporus obducens* (Berk.) Gilbertson et Ryvarden
**Pilatoporus epileucinus* (Pilát) Kotl. et Pouzar. — *Osteina epileucina* (Pilát)
Zmitrovich et Spirin. — *Leptoporus epileucinus* Pilát. — *Fomitopsis epileucina*
(Pilát) Gilbertson et Ryvarden. — *Coriolus epileucinus* (Fr.) Bondartsev

P. ibericus (Melo et Ryvarden) Kotl. et Pouzar. — *Osteina iberica* (Melo et Ryvarden) Zmitrovich et Spirin

**P. spraguei* (Berk. et M.A. Curtis) Kotl. et Pouzar. — *Ostenia spraguei* (Berk. et M.A. Curtis) Zmitrovich et Spirin

**Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst.

PERENNIPORIALES

Perenniporiaceae

**Haploporus suaveolens* (L.: Fr.) Donk. — *H. odoratus* (Sommerf.: Fr.) Bondartsev et Singer. — *Fomitopsis odora* (Sommerf.: Fr.) M. Bondartseva

**Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. — *Fomitopsis annosa* (Fr.) P. Karst.

H. insulare (Murrill) Ryvarden. — *Fomitopsis insularis* (Murrill) Imazeki

H. parviporum Niemelä et Korhonen

**Perenniporia fraxinea* (Fr.) Ryvarden. — *Fomitopsis cytisina* (Berk.) Bondartsev et Singer

P. japonica (Yasuda) Hattori et Ryvarden. — *Fomitopsis fulviceda* (Bres.) Bondartsev et Singer

P. maackiae (Bondartsev et Ljub.) Parmasto in Dai et Niemelä. — *Fomitopsis maackiae* Bondartsev et Ljub.

**P. medulla-panis* (Jacq.: Fr.) Donk. — *Fomitopsis unita* (Pers.) Bondartsev

P. narymica (Pilát) Pouzar

P. ochroleuca (Berk.) Ryvarden. — *Fomitopsis ochroleuca* (Berk.) G. Cunn.

P. ohiensis (Berk.) Ryvarden. — *Trametes ohiensis* Berk. — *Fomitopsis ohiensis* (Berk.) Bondartsev et Singer

**P. subacida* (Peck) Donk

**P. tenuis* (Schwein.) Ryvarden. — *Fomitopsis unita* var. *pulchella* (Schwein.) Bourdot et Galzin

Pyrofomes demidoffii (Lév.) Kotl. et Pouzar. — *Phellinus demidoffii* (Lév.) Bondartsev et Singer

GANODERMATALES

Ganodermataceae

**Ganoderma australe* (Fr.) Pat.

**G. carnosum* Pat.

**G. lipsiense* (Batsch) G.F. Atk. — *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat.

**G. lucidum* (Fr.) P. Karst.

G. resinaceum Boud. in Pat.

G. valesiacum Boud.

HERICIALES

Auriscalpiaceae

Gloiodon strigosus (Sw.: Fr.) P. Karst. — *Hydnum strigosum* Sw.: Fr.

Echinodontiaceae

Laurilia sulcata (Burt. in Peck) Pouzar. — *Stereum sulcatum* (Burt) Pouzar

Hericiaceae

- **Creolophus cirrhatus* (Pers.: Fr.) P. Karst. — *Hericium cirrhatum* (Pers.: Fr.) T.L. Nikol. — *Steccherinum cirrhatum* (Pers.) Teng
Dentipellis fragilis (Pers.: Fr.) Donk. — *Hericium fragile* (Pers.: Fr.) T.L. Nikol.
**Hericium coralloides* (Scop.: Fr.) Pers. — *Hericium clathroides* (Pall.: Fr.) Pers.
H. erinaceum (Fr.) Pers.

Gloeocystidiellaceae

- **Laxitextum bicolor* (Pers.: Fr.) Lenz. — *Thelephora bicolor* Fr. — *Srereum fuscum* Schrad. ex Quél.

HYMENOGYSALES

Hymenochaetaceae

- Hydnochaete tabacinoides* (Yasuda) Imazeki
Hymenochaete corrugata (Fr.: Fr.) Lév. — *Thelephora corrugata* Fr.: Fr.
H. rubiginosa (Dicks.: Fr.) Lév. — *Thelephora rubiginosa* Dicks.
**H. tabacina* (Fr.) Lév. — *Thelephora tabacina* Sowerby: Fr.

Inonotaceae

- **Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson et Niemelä. — *Inonotus rheades* (Pers.) Bondartsev et Singer
**Inonotopsis subiculosa* (Peck) Parmasto. — *Ininotus subiculosus* (Peck) J. Erikss. et Strid
Inonotus andersonii (Ellis et Everh.) Černý. — *Mucronoporus andersonii* Ellis et Everh.
**I. dryadeus* (Pers.: Fr.) Murrill
**I. glomeratus* (Peck) Murrill
**I. hastifer* Pouzar. — *I. polymorphus* (Rostk.) Pilát
I. hispidus (Bull.: Fr.) P. Karst.
**I. nodulosus* (Fr.) Pilát. — *I. radiatus* (Sowerby: Fr.) P. Karst. var. *nodulosus* (Fr.) Quél.
**I. obliquus* (Pers.: Fr.) Pilát
**I. radiatus* (Sowerby: Fr.) P. Karst.
Onnia leporina (Fr.) H. Jahn. — *Polystictus circinatus* (Fr.) P. Karst.
**O. tomentosa* (Fr.) P. Karst. — *Polystictus tomentosus* Fr.: Fr.
O. triquetra (Lenz) Imazeki. — *Polystictus circinatus* (Fr.) P. Karst. var. *triqueter* Bres.

Phellinaceae

- **Fomitiporia punctata* (P. Karst.) Murrill. — *Phellinus punctatus* (Fr.) Pilát
**F. robusta* (P. Karst.) Fiasson et Niemelä. — *Phellinus robustus* (P. Karst.) Bourdot et Galzin
**Fuscoporia contigua* (Pers.: Fr.) G. Cunn. — *Phellinus contiguus* (Pers.: Fr.) Pat.
**F. ferrea* (Pers.) G. Cunn. — *Phellinus ferreus* (Pers.) Bourdot et Galzin
**F. ferruginosa* (Schrad.: Fr.) Murrill. — *Phellinus ferruginosus* (Schrad.: Fr.) Pat.
**F. viticola* (Schwein.: Fr.) Murrill. — *Phellinus viticola* (Schwein.: Fr.) Donk. — *Trametes isabellina* Fr.

- Phellinidium ferrugineofuscum* (P. Karst.) Fiasson et Niemelä. — *Poria ferrugineo-fusca* P. Karst. — *Phellinus ferrugineofuscus* (P. Karst.) Bourdot et Galzin
- P. pouzarii* (Kotl.) Fiasson et Niemelä. — *Phellinus pouzarii* Kotl.
- P. sulphurascens* (Pilát) Y.-C. Dai. — *Fomitiporia weirii* Murrill. — *Inonotus weirii* (Murrill) Kotl. et Pouzar
- **Phellinus alni* (Bondartsev) Parmasto. — *Fomes igniarius* L.: Fr. f. *alni* Bondartsev
- **Ph. everchartii* (Ellis et Gall.) A. Ames
- **Ph. igniarius* (L.: Fr.) Quél. — *Fomes igniarius* L.: Fr.
- **Ph. laevigatus* (Fr.) Bourdot et Galzin. — *Poria laevigata* Cke.
- **Ph. lundellii* Niemelä
- **Ph. nigricans* (Fr.) P. Karst. — *Ph. igniarius* f. *nigricans* (Fr.) Bondartsev
- **Ph. populicola* Niemelä
- Ph. vaninii* Ljub.
- Phellopilus nigrolimitatus* (Romell) Niemelä, Wagner et M. Fischer. — *Fomes nigrolimitatus* Egeland. — *Phellinus nigrolimitatus* (Romell) Bourdot et Galzin
- **Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Fiasson et Niemelä. — *Phellinus pini* (Thore: Fr.) A. Ames var. *abietis* (P. Karst.) Pilát
- P. niemelaei* M. Fischer. — *Phellinus niemelaei* (M. Fischer) comb. ined.
- **P. conchata* (Pers.: Fr.) Fiasson et Niemelä. — *Phellinus conchatus* (Pers.: Fr.) Quél.
- **P. gilva* (Schwein.) comb. ined. — *Phellinus gilvus* (Schwein.) Pat.
- **P. pini* (Brot.: Fr.) Murrill. — *Phellinus pini* (Thore: Fr.) A. Ames
- Phylloporia ampelina* (Bondartsev) M. Bondartseva. — *Fomesampelinus* Bondartsev in Shrad. — *Phellinus ampelinus* (Bondartsev) Bondartsev et Singer
- Ph. ribis* (Schum.: Fr.) Ryvarden. — *Phellinus ribis* (Schum.: Fr.) Quél.

Необходимым этапом настоящего исследования является сбор сведений об афиллофороидных грибах, развивающихся на древесине березы по всему ее ареалу. Ниже дается краткое описание выявленных видов, расположенных, как и предложенный ранее список, согласно системе Nordic Macromycetes (с некоторыми изменениями).

SCHIZOPHYLLALES

Schizopyllaceae

Byssomerulius corium (Fr.) Parmasto

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб до 1 см; гименофор складчатый, затем сетчато-пористый; гифальная система мономитическая; растет на мертвых тонких ветвях и валежнике лиственных пород, изредка на хвойных (пихта); гниль белая. Циркумбореальный вид. На березе может встречаться в районах с достаточно мягким климатом [Eriksson, Ryvarden, 1973; Jülich, Stalpers, 1980; Zhukoff, 1995; и др.], в России — по южной ее части: на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], в подтаежной и южнотаежной зонах Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 2003а]. Нами отмечен на порубочном березовом валежнике во влажном приозерном лесу с липой (бассейн р. Тура). В целом на юге региона гриб обычен на свежесломленных стволиках липы, в поймах — на ветвях ивы, а в насаждениях Тюмени — на усохших ветвях живых деревьев вяза гладкого и черемухи виргин-

ской [Арефьев, 1997в; Тюмень..., 2002]. По данным из других регионов, отношение гриба к влажности неоднозначно и, вероятно, определяется спецификой породы-хозяина или наличием внутривидовых географических форм. В Европе он встречается во влажных местообитаниях вдоль Атлантического побережья [Eriksson, Ryvarden, 1973]; по устному сообщению И.В. Змитровича, этот вид (или его подвид) является абсолютным доминантом в кустарниковых зарослях Израиля. Очевидно, что вид ассоциируется с южной кустарниковой растительностью, а на березе может рассматриваться как термофильный веточный гриб с раневыми свойствами, развивающийся с ранних стадий разложения древесины. Береза — малохарактерный субстрат этого гриба, обычного на юге ее ареала.

***Chondrostereum purpureum* (Pers.: Fr.) Pouzar**

Базидиомы распростерто-отогнутые, тонкие, отгиб до 2 см; гименофор гладкий, неровный; гифальная система мономитическая. Растет на мертвых и живых лиственных породах, редко на хвойных, часто на дровах и свежеработанной древесине, вызывая ее прелость [Агафонов, 1990]; гниль белая, коррозионная. Мультирегиональный вид, обычный в Европе, Азии, Америке, Африке, Австралии; в России распространен во всех лесных регионах [Давыдкина, 1980]. Гриб может заселять субстрат в течение года после рубки [Рипачек, 1967]. Развиваясь на пнях и поврежденных стволах в качестве пионерного вида [Runge, 1969, 1975], гриб использует вещества живых клеток древесины и коры, питающихся за счет корневой системы; мертвую древесину разрушает крайне слабо [Давыдкина, 1974]. Указывается в числе грибов, способных расти при наиболее низких температурах (0–5 °C) [Мухин, 1993]. Вызывает поражение сосудистой системы («млечный блеск») и скоротечную гибель ряда плодовых деревьев [Давыдкина, 1980; и др.]; выделен в раневых гнилях лесных пород [Соколов, 1958; Муравьева, 1971]; является возбудителем рака березы желтой в Канаде [Wall, 1991].

На березе встречается по всему ее ареалу [Eriksson, Ryvarden, 1973; Jülich, Stalpers, 1980; Wall, 1991], включая большинство регионов России [Карпова-Бенуа, Бенуа, 1972; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Крутов, 1992; Мухин, 1993; Лосицкая, 1999, 2000; Сафонов, 2000; Исаева, Берлина, 2002; и др.]. В Западной Сибири — по всему зональному диапазону произрастания березы, на юге — преимущественно в поймах, где его доля на березе может достигать 7 %, в целом же в подтайге — 0,8, а в лесостепи — 0,1 %. На севере лесной зоны численность вида возрастает до 3,6 % в лесотундре. Ее максимальное значение (20 %) зафиксировано в насаждениях заполярного г. Лабытнанги, несколько меньшие — в пос. Красноселькуп и Берёзово. Обычно гриб поражает высокие, но не крупные порубочные пни молодой березы. Намного чаще вид встречается в пойменных лесах на ольхе, реже на осине, менее устойчивой к паводкам. Береза является одним из трофических преферендумов этого многочисленного раневого вида, относящегося к пойменному геоэкологическому элементу.

***Gelatoporia pannocincta* (Romell) Niemelä**

Базидиомы однолетние, распростертые, толщиной до 5 мм; гименофор трубчатый, поры угловатые, 6–8 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на гнилой валежной древесине лиственных пород (чаще всего на осине), обычно уже разложенной другими трутовиками (*Fomes fomentarius*, *Inonotus obliquus*); гниль белая. Циркумбореальный вид [Бондарцева, 1998; Ниємеля,

2001]. На березе, очевидно, встречается практически по всему своему ареалу, но нечасто [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Мухин, 1993; Zhukoff, 1995; Бондарцева и др., 2000; Ниемеля, 2001; Спирин, 2003; и др.]. В Западной Сибири отмечен в диапазоне от лесостепи до средней тайги и отмечен В.А. Мухиным [1993] к бореально-лесостепным видам. В условиях тайги встречается на березе в Юганском заповеднике [Ставишенко, Мухин, 2002], а в лесостепи вид более обычен на ней в колочных лесах на горелом валежнике в контакте с почвой. В целом по Западной Европе вид обычен [Ryvarden, Gilbertson, 1993], но на севере Европы определяется как редкий [Ниемеля, 2001], что свидетельствует о его невысокой психротолерантности. В.А. Спирин [2003] указывает на приуроченность вида к пойменным сообществам в качестве гигрофила. По совокупности этих фактов вид следует рассматривать в качестве термофильного дереворазрушителя валежника, относящегося к южному пирогенно-пойменному геоэкологическому элементу умеренного пояса.

***Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres.**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, до 4×10 см; гименофор трубчатый, поры округло-угловатые, 5–6 на 1 мм; гифальная система мономитическая; растет на гниющих пнях, стволах, ветвях лиственных пород, изредка на хвойных; развивается на базидиомах других трутовиков; гниль белая, гниение слабое. Циркумбореальный вид, встречается регулярно во всех лесных регионах России [Бондарцева, 1998]. Один из наиболее характерных для березы грибов, широко распространенный на ней по всему ее ареалу [Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Бондарцева, 1975, 1992, 1998; Parmasto, 1977; Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Мухин, 1993; Михайлова, 1993; Змитрович, 1999; Zmitrovich, 2003; Бондарцева и др., 2000; Ниемеля, 2001; Исаева, Берлина, 2002; Спирин, 2003; и др.]. В Северной Америке обычная для него в других регионах сукцессионная связь со стволовым паразитом *Inonitus obliquus* не отмечается [Gilbertson, Ryvarden, 1986].

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб характерен для третьей стадии разложения древесины (здесь и далее ею используется классификация П.В. Гордиенко [1979]). В.А. Мухин [1993] на основании широтно-зонального распространения вида, охватывающего весь диапазон произрастания древесных форм в Западной Сибири, относит вид к наиболее типичным эврибионтам. Н.В. Черемина [1995б], сравнивая активные виды западно-сибирской микобиоты, относит гриб к гигрофилам. Судя по распространению на березе численность вида действительно резко увеличивается во влагоизбыточных северных районах, особенно в лесотундре, где в целом достигает 3 %, а на самых северных водораздельных участках в районе пос. Ямбург превышает 10 % общей численности *Betula*-ксиломикоценозов. Однако сходное, хотя и не такое значительное увеличение численности вида (от 0,2 % в южной тайге до 1,1 % в лесостепи) отмечается и на засушливой южной окраине лесной зоны. На всей территории региона *Gloeoporus dichrous*, как правило, сопряжен со стволовым паразитом березы *Inonotus obliquus*, развиваясь на бесплодных наростах и базидиомах последнего, а также на окружающей их древесине после гибели дерева независимо

от вызвавшей ее причины (усыхание или бурелом). В плане стадийности разложения древесины для вида имеет значение только возбудитель центральной гнили, где гриб, судя по наличию базидиом, может развиваться уже со второго года после гибели дерева. Следствие такой сукцессионной сопряженности — ассоциация *Gloeoporus dichrous* со старыми или хронически угнетенными низкостебельными древостоями, которым свойственна высокая пораженность хроническими гнилями. Береза является трофическим преферендумом этого обычного в ее ареале вида, на других древесных породах он встречается очень редко.

***Gloeoporus taxicola* (Pers.: Fr.) Gilbertson et Ryvarden**

Базидиомы однолетние, распростертые, изредка с небольшим отгибом в виде зачаточной шляпки [Ниемеля, 2001]; гименофор из коротких трубочек с угловатыми порами по 2–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Развивается на отмерших ветвях живых деревьев, на коре и валежнике хвойных пород (особенно *Pinus*); вызывает белую гниль. Мультирегиональный вид, повсеместно встречающийся в лесах умеренной зоны Северного полушария, одинаково часто на юге и на севере России [Пармасто, 1967; Мухин, 1993]. В Западной Сибири особенно характерен для сосны, во влажные годы бывает обычен на усыхающих нижних ветвях в сосновых молодняках, изредка переходя с них в раневые и даже центральные гнили, вызванные другими грибами. После гибели дерева с ветвей по коре распространяется на другие части ствола. Очевидно, вид относится к геоэкологическому элементу бореальных избыточно влажных лесов и редколесий. На березе отмечен в окрестностях г. Надым (подзона гипоарктических редколесий) и заболоченном лесу под Тюменью. Развитие гриба на нехарактерной для него березовой древесине может быть связано с утратой ею биохимической специфики (обгорание, вымокание, выветривание) [Арефьев, 2009].

***Merulius tremellosus* Schrad.: Fr.**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 5 см; гименофор складчатый (мерулоидный), складки 1–3 мм; гифальная система мономитическая. Растет на гнилом частично разрушенном валежнике и пнях многих лиственных пород, реже на хвойных; встречается на обработанной древесине; вызывает белую гниль. Мультирегиональный вид, широко распространенный в Северном полушарии; на березе (*Betula pendula*, *B. pubescens* и др.) встречается по всему ее ареалу [Eriksson, Ryvarden, 1976], в частности во многих регионах России [Бондарцева, 1986; Лосицкая, 1999, 2000; Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993; Ставишенко, 2002; Любарский, Васильева, 1975; Барсукова, 2000; Исаева, Берлина, 2002; Спирин, 2003].

В Западной Сибири, по данным В.А. Мухина [1993], вид распространен по всему широтно-зональному диапазону произрастания древесных форм, указывается этим автором в числе грибов, способных расти при низких температурах (0–5 °C). В Северной Европе отмечается тяготение гриба к влажным местобитаниям, травяным лиственным и смешанным лесам; в прибрежных и субальпийских лиственных лесах гриб встречается до Северной Лапландии [Eriksson, Ryvarden, 1976]. Нередко этот вид рассматривается и в качестве ксерофильного [Рабинович и др., 2001]. На березе *Merulius tremellosus* проявляет себя в качестве одного из наиболее типичных гидротермических эврибионтов,

почти одинаково часто встречаясь на ней во всех природных зонах от лесостепи до Заполярья, обычно в антропогенных местообитаниях, часто в горельниках. В целом по региону численность гриба составляет 0,8 % состава *Betula*-комплекса, но на территории заполярного городища Мангазея, у оленеводческих стойбищ в районе оз. Нумто, близ животноводческих ферм лесостепной зоны, в импактных зонах аварийных разливов нефти, в парках Тюмени она достигает 5–7 %. В условиях Тюмени вид обитает на девяти лиственных и хвойных породах, составляя обычно около 1 % соответствующих ксиломикокомплексов. Наиболее обилен он в посадках дуба черешчатого (6 %), развиваясь в раневых и центральных гнилях. Изредка вид отмечается и в дуплах старых берез, но обычно встречается на гнилом березовом валежнике; способен осваивать самые разные по размеру субстраты, чаще всего поврежденные, усохшие вследствие ожога или каких-либо нарушений леса. Береза является одним из трофических преферендумов этого обычного в ее ареале гриба.

***Panellus stypticus* (Bull.: Fr.) P. Karst.**

Плевротоидный гриб, по ряду характеристик близкий к афиллофороидам. По мнению некоторых исследователей [Змитрович и др., 2004], данный вид является единственным представителем данного рода. Базидиомы однолетние с боковой рудиментарной ножкой, шляпки диаметром 1–3 см, длительно сохраняющиеся на субстрате; гименофор пластинчатый; гифальная система мономитическая. Растет как на мелком, так и на крупномерном древесном детрите, на пнях многих лиственных пород до поздних стадий разложения (*Quercus*, *Betula*, *Alnus* и др.); вызывает белую заболонную гниль [Рипачек, 1967]. В неактивном состоянии способен переживать длительные засухи [Buller, 1913]. Мультирегиональный вид, широко распространенный в Северном полушарии [Nordic Macromycetes, 1997]; в России встречается на березе от Якутии и Приморья до западных рубежей [Любарский, Васильева, 1975; Петров, 1991; Змитрович и др., 2004]. В Западной Сибири вид отмечается В.А. Мухиным [1993] во всем широтно-зональном диапазоне распространения древесных пород. На березе вид отмечен автором в диапазоне от северной тайги (пос. Берёзово, Верхне-Тазовский заповедник — по поймам) до лесостепи, повсюду тесно сопряжен с афиллофороидом *Lenzites betulina*, также имеющим пластинчатый гименофор. Гриб наиболее обычен на механически поврежденной березовой древесине в подтаежной и южнотаежной зонах Западной Сибири. Береза является одним из основных субстратов этого обычного в ее ареале гриба.

***Phlebia radiata* Fr.**

Базидиомы однолетние, распростертые, иногда отстоящие по краю, с узким отгибом; гименофор в виде радиальных складок; гифальная система мономитическая. Растет на гниющей валежной древесине многих лиственных пород, реже на хвойных (ель) во влажных местообитаниях; гниль белая. Широко распространенный в Северном полушарии вид [Eriksson et al., 1981; Nordic Macromycetes, 1997], в России обычен в европейской части [Бондарцева, 1986; Лосицкая, 2000; Спирин, 2003; и др.], на Урале (на подлесочных породах) [Степанова-Картавенко, 1967], на Алтае [Zhukoff, 1995]. Встречается по всей лесной зоне Западной Сибири, где отмечен на пяти лиственных породах, включая березу [Мухин, 1993]. Вероятно, береза относится к числу основных субстратов

данного вида, который наиболее обычен на ней в деградированных лесах и горельниках, что дает основание рассматривать его, скорее, в качестве гидротермического эврибионта, нежели гигрофила, и относить к плакорному бореальному геоэкологическому элементу. М.А. Бондарцева [2000] называет гриб одним из характерных для крупномерного свежего валежника. По нашим наблюдениям, вид развивается на самых разных по объему и габитусу субстратах, но чаще на горелых (нередко в кострищах) или находящихся на поздних стадиях разложения. Численность вида в соответствующих местообитаниях составляет около 1 % *Betula*-ксиломикоценоза.

***Phlebia rufa* (Pers.: Fr.) M.P. Christ.**

Базидиомы однолетние, распростертые, восковидно-мясистые, на вертикальном субстрате иногда с зачатками шляпок; гименофор с толстостенными крупными однородными угловатыми порами 0,5–1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на гниющем валежнике и на отмерших нижних ветвях лиственных пород, на старых базидиомах трутовиков; гниль белая. Широко распространенный в Северном полушарии вид [Eriksson et al., 1981; Nordic Macromycetes, 1997], в России произрастает в европейской части [Бондарцева и др., 2000; Лосицкая, 2000; Спирин, 2003; и др.], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], на Алтае [Zhukoff, 1995]. Встречается в южной части лесной зоны Западной Сибири, где отмечен на шести лиственных породах, включая березу [Мухин, 1993]. В северной части своего ареала вид наиболее характерен для подлесочных и пойменных кустарников, что показывает его невысокую психротолерантность. В насаждениях Тюмени обычен на черемухе. Береза является малохарактерным для вида субстратом, он изредка встречается на ней в прогреваемых и увлажненных нарушенных местообитаниях.

***Plicatura nivea* (Sommerf.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 2 см; гименофор морщинисто-складчатый; гифальная система мономитическая. Растет на ветвях и стволах лиственных пород, обычно на ольхе, реже на иве, сливе, березе, изредка на ели; гниль белая. Встречается во влажных местообитаниях. Бореальный вид, наиболее характерный для так называемой циркумполярной *Alnus*-зоны на севере Евразии и Северной Америки [Eriksson et al., 1981; Nordic Macromycetes, 1997]; в России распространен преимущественно на севере лесной зоны, в горных районах и речных долинах от европейской части до Дальнего Востока. Отмечается на *Betula pubescens* в Северной Европе [Eriksson et al., 1981], в Карелии [Лосицкая, 2000], на Вепсовской возвышенности [Zmitrovich, 2003], в Нижегородской области [Спирин, 2003], в Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 1998; Арефьев, 2000a], в Сахалинской и Камчатской областях (на сухостое и валежных ветвях) [Любарский, Васильева, 1975]. Очевидно, встречается на березе по всему ее циркумполярному ареалу. В Западной Сибири наиболее многочислен на севере лесной зоны и особенно в лесотундре, где является одним из важнейших разрушителей древесины ольхи кустарниковой [Мухин, 1993], проникает вместе с ней в зону кустарниковых тундр. Для березы на территории региона малохарактерен, встречается на ней единично в речных долинах на северном пределе распространения лесов. Во всех отмеченных случаях базидиомы произрастали на торчащих корнях ветровальных берез,

в одном случае — на обгорелых корнях. Очевидно, что вид является разрушителем мелкого древесного детрита, относящимся к бореальному гумидно-пойменному геоэкологическому элементу.

***Plicatura crispa* (Pers.: Fr.) Rea**

Вид имеет плевротоидные черты. Базидиомы однолетние, сидячие, прикреплённые в одной точке, часто в скоплениях, диаметром до 3 см; гименофор в виде пластинок; гифальная система мономитическая. Растет на усохших ветвях, стволах, валежнике, пнях лиственных пород, иногда на усохших ветвях живых деревьев (орешник, бук, береза, ольха, липа, слива, конский каштан и др.); гниль белая. Имеет циркумбореальное распространение преимущественно на юге лесной зоны [Eriksson et al., 1981; Nordic Macromycetes, 1997]; в России — от европейской части (на севере до Нижегородской области) до Дальнего Востока. Встречается на березе по всему своему ареалу [Eriksson et al., 1981; Спирин, 2003; Мухин, 1993; Ставишенко, 2000а, б, 2002б; Арефьев, 1997в; Любарский, Васильева, 1975]. В Западной Сибири распространен преимущественно в южной части лесной зоны, проникая до северной тайги [Мухин, 1993], на северном пределе ареала приурочен к хорошо прогреваемым сухим местообитаниям (редкостойные лишайниковые леса). По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечен на второй стадии разложения ветровала березы; наблюдается он и в Западной Сибири, преимущественно на ранних стадиях разложения тонкомерной березовой древесины. Встречается на субстратах разного жизненного состояния, чаще на поврежденном низовыми пожарами сухостое или на ветвях крупных валежных деревьев. В целом по региону вид составляет 0,54 % *Betula*-комплекса; ценооптимум приходится на южную тайгу — лесостепь, где его доля достигает порядка 1 %. Максимальная численность (5–10 %) наблюдается в пройденных низовыми пожарами молодых колочных березняках на окраинах городов и сел, а также в южнотаежных перестойных разреженных березняках, где гриб является основным разрушителем крупных усохших и опавших ветвей. В условиях Тюмени помимо березы вид встречается также на черемухе, дубе и ольхе, причем на последней его относительная численность наибольшая (3 %). Это позволяет рассматривать *Plicatura crispa* как термофильный веточный гриб, южно-бореальный аналог *P. nivea*.

***Punctularia strigoso-zonata* (Schwein.) Talbot.**

Базидиомы распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 2 см; гименофор гладкий или складчато-бородавчатый, концентрически бороздчатый; гифальная система мономитическая. Растет на древесине лиственных пород, обычно на осине, реже на тополе, рододендроне, в тропиках — на многих других породах. Мультирегиональный температурно-тропический вид (встречается в Европе, Азии, Америке, Южной Африке, Австралии), довольно глубоко проникающий в бореальную зону; в России распространен во всех лесных регионах [Давыдкина, 1980], на западе европейской части и в смежных странах редок [Yurchenko, 2002; Akulov et al., 2003], на юге Сибири и Дальнего Востока обычен. В Западной Сибири вид распространен почти по всей лесной зоне вплоть до гипоарктических редколесий [Мухин, 1993], однако ценооптимум его приходится на южную ее часть в связи с ценооптимумом осины. Гриб развивается на коре

и заболони свежего осинового отпада, часто в молодняках, и, очевидно, близок к первичным колонизаторам древесины, активно использующим остатки клеточного протопласта.

Punctularia strigosozonata малохарактерен для березы, однако изредка встречается на ней [Cooke, 1956], в частности в Европе [Бондарцева, 1986; Bondartseva et al., 2000] и в Западной Сибири [Мухин, 1993]. Такие находки сделаны нами в окрестностях Тюмени в местообитаниях с деградированным древостоем. Вероятно, на березе проявляются раневые свойства гриба.

***Schizophyllum commune* Fr.: Fr.**

Вид обычно относят к плевротоидным грибам, но иногда в силу значительной морфологической и таксономической близости рассматривают наряду с афиллофороидными [Бондарцева, Пармасто, 1986]. Базидиомы сидячие, с суженным основанием, однолетние, диаметром до 5 см; гименофор в виде пластинок; гифальная система мономитическая; вызывает белую неглубокую заболонную гниль. Встречается на многих лиственных породах, реже на хвойных; поселяется на отмирающих и мертвых ветвях, стволах, пнях, на деревянных сооружениях, дровах, часто на вырубках, в горельниках, вдоль дорог и других открытых местообитаниях. Особенно характерен для антропогенных территорий [Юпина, 1987]. Распространен на всех континентах; в России — во всех лесных регионах, в естественных условиях далеко на север не проникает. На березе встречается преимущественно в южной части ее ареала, в частности на Северном Кавказе [Зарудная, Минкевич, 1986], Урале [Ставишенко, 2000а, в], в Западной Сибири [Мухин, 1993], Среднем Приангарье [Кутафьева, 1982], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. На березовых лесоматериалах найден на Арктическом побережье Азии [Kotiranta, Mukhin, 2000; Мухин, Котиранта, 2001; Арефьев, 2002г, д].

Особенностью гриба являются исключительно высокая термофильность и ксеротолерантность. В.А. Мухин [1993] указывает данный вид в числе грибов, имеющих сравнительно высокий температурный минимум роста — выше 10 °С. По материалам В. Рипачека [1967], на сусло-агаре способен расти при 40 °С, длительное время сохранять жизнеспособность при 60 °С; при оптимальной температуре (31 °С) скорость роста гриба в этой среде одна из самых высоких. Появляясь на ранних стадиях разложения лиственных, в частности березы, вид способен вызывать прелость древесины, распространяясь из раневой области под корой по заболони и сердцевинным лучам, т.е. по тканям с высоким содержанием протопласта. Скорость разложения собственно лигно-целлюлозного комплекса древесины низкая, что свойственно пионерным грибам, у хвойных пород гриб разрушает главным образом элементы коры. По данным Н.И. Агафонова [1990], из всех исследованных им грибов *S. commune* наиболее быстро колонизирует березовые хлысты майской заготовки при открытом хранении в штабелях, образуя плодовые тела по всей их длине уже в первый год хранения, на стадии подпара. Вместе с тем вид способен развиваться на старых базидиомах трутовиков, в частности *Trichaptum laricinum* (P. Karst.) Ryvarden [Бондарцева, Уранчимэг, 1993], что указывает на парадоксальную близость пионерных и поздних в сукцессии грибов, одинаково успешно использующих заключенный в древесине протопласт, но медлен-

но разлагающих лигноцеллюлозы. Вероятно, использование протопласта клеток является важным фактором колонизации древесины, затем *Schizophyllum commune* может длительно развиваться уже в ином биохимическом режиме. Так, на березовой шпалере, используемой в виноградниках, гриб появляется на следующий год после ее установки, осуществляя третью стадию, наиболее активное разрушение древесины [Зарудная, Минкевич, 1986]. По исследованиям И.В. Ставищенко [2000в], на Урале гриб доминирует на первой стадии разложения ветровала березы, сохраняясь до четвертой стадии; аналогичная динамика вида наблюдалась на древесине ели. По данным П.В. Гордиенко [1986], вид отличается крайне низкой избирательностью в отношении величины субстрата.

Доля вида в *Betula*-комплексе Западной Сибири невелика (0,2 %), а его распространение ограничено диапазоном от лесостепи до южной тайги, где она составляет порядка 0,5 %, в деградированных лесах и на вырубках — 2–4, а на урбанизированных территориях лесостепной зоны (пос. Подгородка близ Омска) — 8,5 %. На привозной березовой древесине в безлесной тундровой зоне (пос. Мыс Каменный) гриб сохранялся в течение более 10 лет с относительной численностью 1,5 %, что подчеркивает высокую адаптивность вида к абиотическим факторам и определяющее значение начальных условий колонизации древесины. В условиях Тюмени помимо березы гриб встречается еще на 15 лиственных и хвойных породах, причем наиболее велика его доля на липе (69 %), а также на интродуцентах — бархате амурском (36 %), ясене (11 %) и др.; среди местных пород береза занимает одно из последних мест в этом списке, уступая ольхе, черемухе, осине, сосне.

PHANEROCHAETALES

Rigidoporaceae

Climacocystis borealis (Fr.) Kotl. et Pouzar

Базидиомы однолетние, сидячие, иногда с боковой ножкой, до 8×5 см; гименофор трубчатый, поры неправильной формы, 1–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет преимущественно на хвойных породах (чаще на ели), редко на лиственных (бук, ясень, дуб, осина) — на пнях, сухостое, валеже, иногда на ослабленных живых деревьях. Циркумбореальный вид; в России распространен в хвойных лесах всех регионов [Бондарцева, 1998]. В Западной Сибири встречается в диапазоне от подтайги до северной тайги, конкретно указывается здесь на березе [Мухин, 1993]. Вид близок к гидротермическим эврибионтам, но проявляет ограниченную психротолерантность и некоторую гигрофильность, характерную для грибов еловой тайги. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу наиболее типичных разрушителей усыхающих деревьев и сухостоя. Примечательна его способность сохраняться на гнилой древесине в течение 20–30 лет, образуя базидиомы [Стороженко, 1992б].

Climacodon septentrionalis (Fr.) P. Karst.

Базидиомы однолетние, сидячие, часто образуют скопления, шляпки до 12×15 см; гименофор шиповатый; гифальная система мономитическая. Растет на

живых стволах и сохраняется на мертвой древесине многих лиственных пород, реже на хвойных; вызывает белую гниль нижней части ствола. Циркумбореальный вид, распространенный преимущественно в южной части лесной зоны, в России — во всех лесных регионах. На березе встречается, очевидно, по всей зоне перекрытия ареалов [Николаева, 1961], в частности на Вепсовской возвышенности (на *Betula pendula*) [Zmitrovich, 2003], в Псковской [Лосицкая, 1999], Нижегородской областях [Спирин, 2003], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], в Тюменской [Мухин, 1993; Арефьев, 2000a], Томской областях [Арефьев, 2000a], в Верхнем Приобье [Жуков, 1978, 1985a, б], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. В Западной Сибири, где его доля в *Betula*-комплексе в целом не превышает 0,1 %, распространение вида находится в диапазоне от лесостепи до средней тайги. В старых редкостойных пройденных низовыми пожарами березняках доля вида достигает 1–3 %. Гриб часто находят на отдельно стоящих крупных березах, как правило, имеющих значительные ожоговые повреждения в области комля. После гибели пораженного дерева сохраняется и плодоносит на древесине многие годы до ее глубокого разложения.

***Climacodon pulcherrimus* (Berk. et M.A. Curtis) T.L. Nicol.**

Базидиомы однолетние, сидячие, величиной до 7×12 см; гименофор шиловатый; гифальная система мономитическая. Растет на валежнике и пнях многих лиственных пород (осина, береза, дуб, бук и др.), изредка на хвойных (пихта). Мультирегиональный вид, распространенный в южной части лесов умеренной зоны и тропиках (Восточная Европа, Азия, Африка, Америка), в России — от европейской части до Дальнего Востока, встречается sporadически, иногда обильно; менее характерен для Западной Европы. Указывается на березе практически по всей бореальной части своего ареала [Николаева, 1961]; в России отмечен на ней в Нижегородской области (на *Betula pendula*) [Спирин, 2003]; в Западной Сибири [Мухин, 1993], на Дальнем Востоке (на валежнике) [Любарский, Васильева, 1975]. В Западной Сибири вид первоначально обнаружен в южнотаежной зоне [Мухин, 1993], позднее найден нами в средней тайге, в лесостепи, причем только на горелой валежной древесине, иногда на очень поздних стадиях ее разложения.

***Oxyporus borealis* G.M. Jenssen et Ryvarden**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, шляпки тонкие, до 1 см в диаметре; гименофор трубчатый, 4–5 пор на 1 мм; гифальная система мономитическая; гниль белая. Известна единственная находка вида на севере Норвегии на *Betula pubescens* [Ryvarden, Gilbertson, 1994]. Вероятно, вид входит в состав *Oxyporus corticola*-комплекса [Vampola, 1992], близок к *Oxyporus ravidus* Bondartsev et Singer или является его северной вариацией. По мнению Х. Котиранта (устное сообщение от 11.10.2009), вид близок к *O. populinus* (Schumach.: Fr.) Donk.

***Oxyporus corticola* (Fr.) Parmasto**

Полиморфный вид, составляющий ядро таксономического *Oxyporus corticola*-комплекса [Vampola, 1992]. Базидиомы многолетние, распростертые или распростерто-отогнутые с зачатками шляпок; гименофор трубчатый, поры округло-угловатые до чашевидных, 2–6 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Особенно часто отмечается на осине и других лиственных породах; вызывает белую гниль. Циркумглобальный вид, известный на многих континен-

тах; в России встречается во всех лесных регионах, не проникая далеко на север. Местами очень многочислен на березе. Указывается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в Прибалтике [Пармасто, 1955]; в Белоруссии [Бондарцев, 1953], в европейской части России [Бондарцева, 1986, 1992; Стороженко, 2002; Спирин, 2003], в Оренбургской области [Сафонов, 2000, 2002], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967]; в Западной Сибири [Мухин, 1993], на Алтае [Бондарцева, 1973]. Вид многочислен в южной части Западно-Сибирской равнины, особенно в лесостепной и подтаежной зонах; с продвижением на север численность его падает, уже в средней тайге он встречается единично [Мухин, 1993]. В целом его доля в *Betula*-комплексе региона составляет около 2 %, в лесостепи — до 5,5, в колочных березовых лесах — до 15–16 %. Высокая численность вида (12,2 %) отмечена в травяно-болотном пойменном березняке близ Тюмени; примечательно, что обилие вида на таких пойменных породах, как ольха и ива (порядка 10 %), в целом выше, чем на березе. Всего в условиях Тюмени вид отмечен на 15 древесных породах, из хвойных — на сосне, а наибольшую численность имеет на ксероморфных интродуцентах — клене (44 %) и карагане (18 %). М.А. Бондарцева [2000] относит данный вид, как и большинство представителей рода *Oxyporus*, к числу характерных для крупномерного свежего валежника. А.С. Бондарцев [1953] указывает, что гриб вызывает довольно активное гниение древесины. По нашим наблюдениям, на березе *Oxyporus corticola* обычно развивается на поздних стадиях разложения валежника, чаще локализуясь на крупных ветвях в области кроны.

***Oxyporus latemarginatus* (Durieu et Mont.) Donk**

Базидиомы однолетние, резупинатные, до 8 мм толщиной, с зачатками шляпок; гименофор трубчатый, поры 1–3 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на пнях и валеже лиственных пород, часто на горелом субстрате; вызывает белую гниль. Мультирегиональный южный вид, отмечен в Европе, Азии (не найден на Дальнем Востоке), Африке, Северной и Южной Америке; в России — преимущественно в неморальных лесах [Бондарцева, 1998]. Малохарактерный для березы гриб; встречается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в Эстонии [Пармасто, 1955]; в России — в европейской ее части (до Ленинградской области), в Сибири (на *Betula pendula*) [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1992]. В Западной Сибири редок, найден в южной части таежной зоны на иве [Ставищенко, Мухин, 2002]. А.С. Бондарцев [1953] указывает, что гриб вызывает малоактивное гниение древесины. Судя по всему, вид следует отнести к вторичным дереворазрушителям стволовой древесины, возможно сопряженным с пирогенным фактором.

***Oxyporus obducens* (Pers.) Donk**

Базидиомы однолетние или многолетние, распростертые, волнистые, толщиной до 1,5 см; гименофор трубчатый, поры мелкие, 4–6 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на стволах, пнях, валеже, а также в дуплах растущих деревьев многих лиственных пород, чаще на березе, осине, дубе, иве; встречается на горелой древесине. Редкий вид, распространенный в Европе, Азии (включая Дальний Восток), Северной Америке; в России — преимущественно в неморальных лесах [Бондарцева, 1998]. На березе указывает-

ся в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в европейской части России [Бондарцев, 1953; Спирин, 2003]. В Западной Сибири встречался преимущественно на хвойных, а также на осине по югу таежной зоны [Мухин, 1993; Ставишенко, Мухин, 2002], позднее единично отмечен нами на липе и усыхающей березе. Очевидно, вид можно отнести к разрушителям стволовой валежной древесины.

***Oxyporus populinus* (Schumach.: Fr.) Donk**

Базидиомы многолетние, сидячие, диаметром до 8 см; часто черепитчатые до почти распростертых, располагаются в морозобоинах и других повреждениях ствола; гименофор трубчатый, поры 4–6 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Обычен в качестве стволового паразита на кленах, реже на некоторых других лиственных породах; продолжает расти и после гибели дерева. Мультирегиональный вид, известный из Европы (вплоть до Лапландии), Азии, Северной Америки, Австралии; в России — преимущественно в неморальных лесах; обычен в садах, парках, старых разреженных древостоях [Бондарцева, 1998]. Местами гриб довольно регулярно отмечается на березе, указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], Прибалтике [Пармасто, 1955; Арефьев, 2000а], европейской части России [Бондарцев, 1953; Стороженко, 2002; Спирин, 2003], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967; Ставишенко, 2000а]. В Западной Сибири изредка встречается на березе, преимущественно в южнотаежной зоне, отмечен в средней тайге и подтайге [Арефьев, 2000б; Ставишенко, 2000б; Ставишенко, Мухин, 2002]. В частности, отмечен в парках Тюмени: на пнях клена ясенелистного, единично на старой березе.

***Oxyporus ravidus* Bondartsev et Singer**

Базидиомы однолетние или многолетние, в виде густочерепитчатых или распростерто-отогнутых шляпок до 1×4 см величиной; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Развивается на валежнике многих лиственных пород, чаще на осине, иногда на хвойных; гниль белая. Мультирегиональный вид, более характерный для южной части бореальной зоны. Вид входит в состав *Oxyporus corticola*-комплекса [Vampola, 1992] и в последние годы редко выделяется в качестве самостоятельного. И.В. Змитрович [Zmitrovich, 2003] отмечает, что вид хорошо дифференцируется по характерной форме базидиом. Очевидно, *Oxyporus ravidus* имеет широкое распространение на березе, в частности указывается на ней в европейской части России вплоть до Вепсовской возвышенности на севере [Zmitrovich, 2003], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], в Западной Сибири [Мухин, 1993]. На основании данных о широтно-зональном распространении вида на территории Западно-Сибирской равнины В.А. Мухин [1993] относит *O. ravidus* к термофильным мезофилам, ограниченным подтайгой и южной тайгой. Н.Т. Степанова-Картавенко [1967] отмечает приуроченность вида к девственным таежным лесам Северного Урала. В ходе настоящих работ вид учитывался в составе *Oxyporus corticola*-комплекса. Ярко выраженные шляпочные формы данного комплекса встречались на порядок реже распростертых. Помимо указанных зонально-географических особенностей они наиболее характерны для достаточно увлажненных местообитаний.

***Physisporinus sanguinolentus* (Alb. et Schwein.: Fr.) Pilát**

Базидиомы распростерты, до 5 мм толщиной; гименофор трубчатый, поры 2–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Развивается на валежной древесине, корнях хвойных и лиственных пород, на растительных остатках; вызывает белую гниль. Гигрофильный циркумбореальный вид, довольно обычный в сырых хвойных и смешанных лесах, встречается по всей России от европейской части до Дальнего Востока [Бондарцева, 1998]. Указывается на березе в Западной Европе [Creveld et al., 1983; Ryvar den, Gilbertson, 1994], в России — в Ленинградской [Бондарцева, 1964], Нижегородской областях [Спирин, 2003], в Западной Сибири [Ставишенко, Мухин, 2002]. Очевидно, малохарактерный для данной консорции гриб приморско-таежного геоэлемента осуществляет поздние стадии разрушения древесины.

***Physisporinus vitreus* (Pers.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, толщиной до 5 мм, на вертикальном субстрате с натеками в виде зачаточных шляпок; гименофор трубчатый, поры 5–8 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на лиственных породах (бук, осина и др.), редко на хвойных; вызывает белую гниль. Переходит с древесины на почву и камни. Встречается в сырых лесах, известен как складской, домовый и шахтный гриб. Циркумбореальный вид, в России sporadически распространенный в сырых лесах от европейской части до Дальнего Востока [Бондарцева, 1998]. В Западной Сибири не найден, но на Урале известен в горных лесах [Степанова-Картавенко, 1967] и в качестве домового гриба [Демидова, 1963]. На березе указывается в Западной Европе [Creveld et al., 1983; Ryvar den, Gilbertson, 1993], в европейской части России [Бондарцев, 1953]. Отмечается в качестве сильного разрушителя древесины [Бондарцев, 1953]. Очевидно, относится к приморско-таежному геоэкологическому элементу и более характерен для березы в гумидных районах.

***Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvar den**

Базидиомы многолетние, резупинатные, толщиной до 1,5 см; гименофор трубчатый, поры 5–7 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на мертвой валежной древесине лиственных, иногда хвойных пород; вызывает белую гниль. Циркумбореальный вид, приуроченный к достаточно влажным хвойным и смешанным лесам, широко распространен в Северной Америке от Аляски до Флориды, в Западной Европе; в континентальных районах России редок, sporadически распространен от европейской части до Дальнего Востока [Бондарцева, 1998]. Местами, в частности в Северной Америке, довольно обычен на березе [Gilbertson, Ryvar den, 1987], реже встречается на ней в Западной Европе [Ryvar den, Gilbertson, 1994], в Карпатах [Бондарцев, 1953], в европейской части России — в Ленинградской области [Бондарцева, 1964], в заповеднике «Кивач» [Бондарцева, Свищ, 1993; Бондарцева и др., 2001]; в Западной Сибири [Арефьев, 2000a]. На территории Западно-Сибирской равнины встречается преимущественно в южнотаежных лесах, в среднетаежной зоне отмечен на южном склоне долины Оби; по устному сообщению И.В. Ставишенко, вид найден в северотаежной зоне на востоке Сибирских Увалов. М.А. Бондарцева [2000] называет гриб среди характерных для частично разрушенного валежника. Очевидно, вид отно-

сится к приморско-таежному геоэкологическому элементу, но среди его представителей наиболее близок к типичным таежным видам.

***Schizopora paradoxa* (Schrad.: Fr.) Donk**

Базидиомы однолетние или зимующие, резупинатные, крупные, толщиной до 0,5 см; гименофор в пределах базидиомы может варьировать от трубчатого с неправильной формы пораами до ирпексовидного; гифальная система димитическая. Мультирегиональный вид, широко распространенный в бореальной зоне, обычный на сильно разложившейся валежной древесине лиственных пород, в том числе березы (*Betula pendula*, *B. pubescens*, *B. platyphylla* и др.), в различных типах леса [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцева, 1998]. Вид близок к *Schizopora radula* (Pers.: Fr) Hallenb. и *S. flavipora* (Cooke) Ryvarden, которые также встречаются на березе, но характерны для широколиственных лесов. Длительное время эти виды отождествлялись с *S. paradoxa* [Бондарцева, 1998], с которым, вероятно, образуют слабо дифференцированный комплекс. Форма базидиомы этих видов не отвечает требованиям рассматриваемого филума, однако физиономическое сходство *S. flavipora* [syn.: *Oxyporus pseudoobducens* (Pilát) Bondartsev] и *Oxyporus obducens* очень показательно в плане координации этих видов.

В европейской части России и на смежных территориях Европы *Schizopora paradoxa* указывается на березе во всем широтном диапазоне от неморальных до северных областей [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1992; Ниемеля, 2001; Спирин, 2003]. М.А. Бондарцева [1998] отмечает особую его приуроченность к северным районам бореальной зоны, с чем согласуются случаи нахождения его на *Betula platyphylla* в Якутии [Parmasto, 1977], однако в перечнях грибов Карелии [Бондарцева и др., 2000; Бондарцева и др., 2001] этот вид для березы не отмечается. Судя по исследованиям Н.Т. Степановой-Картавенко [1967], на Урале *S. paradoxa* (syn.: *Xylodon versiporus* (Pers.) Bondartsev) широко распространен на березе. М.А. Сафоновым [2000] для Оренбургской области вид не указывается, но для березы им приводится *Schizopora flavipora*. На территории Западно-Сибирской равнины представители рода *Schizopora* пока не найдены [Мухин, 1993; Ставищенко, Мухин, 2002; и др.]. Восточнее вид отмечается на Алтае на хвойных, а в Иркутской области и на Дальнем Востоке — в качестве обычного разрушителя древесины лиственных пород [Бондарцева, 1992, 1998].

ALEURODISCALES

Corticiaceae

***Cytidia salicina* (Fr.) Burt.**

Базидиомы однолетние, мелкие (до 1 см), распростертые, чашеобразные, со свободными отогнутыми краями; гименофор гладкий; гифальная система мономитическая. Растет на усохших ветвях и коре, на валежных стволах лиственных пород, прежде всего ивы, реже осины; гниль белая. Очевидно, панбореальный вид, известный в Северо-Восточной Европе, Северной Азии и Северной Америке [Eriksson, Ryvarden, 1975; Nordic Macromycetes, 1997]. В России распространен в европейской части [Коткова и др., 2002], на Урале [Степано-

ва-Картавенко, 1967], в Западной Сибири [Мухин, 1993], на Алтае [Zhukoff, 1995], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975].

Вид малохарактерен для березы, найден только в южной Гренландии (на *Betula pubescens*) [Knudsen et al., 1993]. М.А. Бондарцева [2000] относит его к числу характерных для мертвых ветвей сухостоя и валежника. Гриб часто обитает также на коре свежего отпада ивовых. По месту в процессе разложения древесины, очевидно, вид близок к пионерным грибам (*Chondrostereum purpureum* и др.), метаболизм которых в значительной мере основан на использовании протопласта клеток коры и древесины. Судя по всему, вид относится к гумидному пойменному геоэкологическому элементу.

STEREALES

Cylindrobasidiaceae

Cylindrobasidium evolvens (Fr.: Fr.) Jülich

Базидиомы однолетние, распростертые или распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 1,5 см; гименофор гладкий; гифальная система мономитическая. Растет на древесине лиственных и хвойных пород, часто на обработанной древесине, дровах, известен как складской гриб; гниль белая. Мультирегиональный вид, обычный на всех континентах [Eriksson, Ryvarden, 1975; Nordic Macromycetes, 1997], в России встречается во всех регионах, вплоть до северного предела распространения леса [Мухин, 1993; Mukhin, Kotiranta, 2001], в тундровой зоне на кустарниках и лесоматериалах [Мухин, 1991; Kotiranta, Mukhin, 2000; Мухин, Котиранта, 2001]. На березе встречается по всему ее ареалу [Eriksson, Ryvarden, 1975; Карпова-Бенуа, Бенуа, 1972; Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1991, 1993; Лосицкая, 1999, 2000, 2002]. Отмечен в кустарниковых тундрах Ямала на *Betula nana* [Мухин, 1991].

Пионерный вид, наряду с «деревеоукрашивающими» грибами характерен для начальной стадии деструктивных процессов в древесине [Runge, 1969, 1975; Василяускас, Стенлид, 2000]. Заселяет раны деревьев, часто при подсочке [Сokolov, 1958], характеризуется очень слабой дереворазрушающей активностью, низкой скоростью распространения гнили и вредоносностью как на мертвой древесине, так и в стволах живых деревьев [Björkman, 1958; Roll-Hansen F., Roll-Hansen H., 1980]. Образует базидиомы уже в сезон повреждения, вскоре вытесняется из древесины другими видами грибов, но способен сохраняться в субстрате до 4 лет [Vasiliauskas et al., 1996]. Предпочитает раны на ветвях и сравнительно тонких деревьях, находящиеся высоко на стволе, реже в области корневой шейки, особенно успешно колонизирует раны, нанесенные в зимнее время [Vasiliauskas, Stenlid, 1998b], способен развиваться при температурах ниже 0 °C [Kallio, Hallaksela, 1979].

В Тюмени найден на 16 древесных и кустарниковых породах, наибольшую относительную численность (10–15 %) имеет на интродуцентах — клене, вязе, яблоне; активно растет уже в период снеготаяния. Численность вида на березе в городе местами также высока; в целом же, как и по всему региону, составляет порядка 1 %. Наибольшая численность — до 10–15 % — отмечается на окраинах городов и поселков, в частности северных — Берёзово, Белоярского, Лабит-

нанги, вплоть до Ямбурга; на древесных остатках в эпицентре аварийного прорыва нефтепровода на юге области она составила 24 %.

Peniophoraceae

Stereum gausapatum Fr.

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, шляпки мелкие; гименофор гладкий; гифальная система димитическая. Растет на древесине лиственных пород, преимущественно на дубе, поражая живые стволы и образуя на них язвы. Паннеморальный вид, в России распространенный от европейской части до Дальнего Востока [Jülich, Stalpers, 1980; Давыдкина, 1980; Eriksson et al., 1984]. Встречается на юге Урала [Степанова-Картавенко, 1967] и в лесостепной зоне Тюменской области — главным образом на осине [Арефьев, 2005б]. Для березы указывается на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. На сусло-агаре гриб растет довольно быстро, покрывая поверхность чашки Петри за 8–10 суток [Давыдкина, 1980], что дает основания относить его к первичным в сукцессиях. Гриб ассоциируется с южными плакорными лесами.

Stereum hirsutum (Willd.: Fr.) Gray

Базидиомы однолетние, тонкие, жестковолосистые, обычно распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 3 см; гименофор гладкий; гифальная система димитическая. Растет на древесине лиственных, изредка хвойных пород (на сосне и ели); вызывает активную белую гниль. Мультирегиональный вид, обычный на всех континентах, в России — во всех лесных регионах [Jülich, Stalpers, 1980; Давыдкина, 1980; Eriksson et al., 1984], на лесоматериалах и плавнике — в тундровой зоне [Kotiranta, Mukhin, 2000; Мухин, Котиранта, 2001; Mukhin, Kotiranta, 2001; Арефьев, 2002г, д]. Весьма характерен для березы по всему ее ареалу [Eriksson et al., 1984; Карпова-Бенуа, Бенуа, 1972; Бондарцева и др., 2000; Лосицкая, 1999, 2002; Ставищенко, 2000а, б, 2002а, б; Стороженко, 2002; Мухин, 1993; Любарский, Васильева, 1975; Барсукова, 2000; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2002; Михалёва, 1993].

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя, средних и мелких валежных ветвей. Известна его приуроченность к антропогенным, в частности к техногенным территориям [Юпина, 1987; Брызгалов, 1995; Брындына, 1998; и др.]; В.А. Мухин с соавт. [2000] рассматривают его в качестве наиболее типичного эксплерентного рудерального вида. По данным А. Рунге [Runge, 1969, 1975], гриб характерен для начальной фазы разложения древесины. Н.И. Агафонов [1990] называет его среди пионерных разрушителей заготовленной древесины березы, появляющихся в первый год хранения в стадии «подпара». По данным И.В. Ставищенко [2000в], на Урале гриб доминирует на второй стадии разложения ветровала березы, отмечается с первой по четвертую стадии. По Н.Т. Степановой и В.А. Мухину [1979], его базидиомы появляются на мертвой древесине березы через 1–2 года после гибели дерева; в разных искусственных средах активность гриба неодинакова, ее уровень в целом определяется как средний. Т.А. Давыдкина отмечает [1980], что на сусло-агаре гриб растет довольно быстро, в широком диапазоне температур и pH. В. Рипачек [1967] характеризует температурный оптимум роста гриба как сравнительно невысокий — 25 °С, максимум — 36 °С. По данным Н.В. Череминой

[1995a, б], интенсивность метаболизма гриба средняя, этот автор относит его к термотолерантным ксеротолерантам.

Относительная численность вида на березе в разных широтно-зональных условиях Западной Сибири составляет 2–3 %. Наиболее высокие показатели (10–30 %) зафиксированы в мелколесьях по окраинам городов и поселков (Петропавловска Казахстанского, Тюмени, Ноябрьска, Нумто, Надыма и др.), на привозной березовой древесине в зоне типичных тундр (пос. Мыс Каменный), причем на березовом плавнике по берегу Обской губы вид является абсолютным доминантом. В горельниках его численность составляет порядка 10 %. В Тюмени вид отмечен на 12 породах лиственных деревьев и кустарников, наиболее велика его доля на интродуцентах — дубе (28 %) и ясене (11 %), где гриб, проникая через отмершие сучки и повреждения ствола, выступает в качестве возбудителя центральных гнилей. Обычен вид и на кустарниковых интродуцентах — кизильнике (9 %) и лещине (4 %), из местных пород — на ольхе (3 %). Обращает на себя внимание преобладание гриба на древесных породах порядка Fagales, включая березу.

***Stereum ostrea* (Blume et Nees ex Fr.) Fr.**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые до сидячих, прикрепленных к субстрату в одной точке, шляпка до 7–10 см; гименофор гладкий; гифальная система димитическая. Пантропический вид, распространенный в Азии, Африке, Америке, в Южной и Средней Европе; в России — на Дальнем Востоке. Растет на валежной древесине лиственных пород (дуб и др.), изредка на хвойных [Давыдкина, 1980; Nordic Macrimycetes, 1997]. Отмечен на березовом валежнике на Камчатке [Любарский, Васильева, 1975]. Судя по всему, вид сопутствует поздним стадиям разрушения древесины.

***Stereum rugosum* (Pers.: Fr.) Fr.**

Базидиомы многолетние, слоистые, распростертые, иногда с узким отгибом и мелкими шляпками; гименофор гладкий или бугорчатый; гифальная система димитическая. Растет на древесине многих лиственных пород (чаще на ольхе), изредка на хвойных (сосна); вызывает белую гниль. Панбореальный вид [Jülich, Stalpers, 1980; Давыдкина, 1980; Eriksson et al., 1984; Nordic Macrimycetes, 1997], в России встречается во всех лесных регионах вплоть до Крайнего Севера [Мухин, 1993]. Указывается в качестве обычного для березы [Давыдкина, 1980], отмечен на ней в Северной Европе [Eriksson et al., 1984], европейской части России — в Новгородской [Лосицкая, 2002], Нижегородской областях [Спирин, 2003], в Центрально-Черноземном заповеднике [Барсукова, 2000], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], в Западной Сибири (в северной части) [Мухин, 1993]. В ходе исследований отмечен на обгорелой березе близ г. Белоярский (северная тайга) и Тюмени. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя. Очевидно, вид способен сохраняться до поздних стадий разрушения древесины.

***Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr.**

Базидиомы однолетние, тонкие, сростающиеся, распростерто-отогнутые, с отгибом шляпки до 1 см; гименофор гладкий; гифальная система димитическая. Обычно развивается на древесине хвойных пород, вызывая сначала красно-бурую ее окраску, а затем белую коррозионную гниль. Панбореальный вид,

распространенный на многих континентах [Jülich, Stalpers, 1980; Давыдкина, 1980; Eriksson et al., 1984; Nordic Macrimycetes, 1997]; в России обычен во всех лесных регионах, вплоть до Крайнего Севера [Mukhin, Kotiranta, 2001], на лесоматериалах встречается в тундровой зоне [Мухин, 1991; Kotiranta, Mukhin, 2000; Mukhin, Kotiranta, 2001; Арефьев, 2002а, б]. Малохарактерен для березы, отмечен на ней на Урале (в Висимском заповеднике) [Ставищенко, 2000а, в], в Западной Сибири [Ставищенко, 2002б]. Нами найден на мелких ветвях березы в южнотаежном горельнике (бассейн р. Бобровка) и на березовых дровах в кострище под Тюменью.

Обычно гриб поселяется на раневых хвойных субстратах, диапазон которых весьма широк — от валежника и пней до живых деревьев [Бондарцева, 2000; Василюскас, Стенлид, 2000]. Быстро развивается на относительно сухой, насыщенной фенолом ядровой древесине растущих деревьев [Shortle, Ostrofsky, 1983]. *S. sanguinolentum* характеризуется умеренной способностью разрушать древесину *in vitro* [Perrin, Sylvestre, 1975]. Так, по данным Н.Т. Картавенко [1960], дереворазрушающая активность гриба в 3–5 раз ниже, чем у *Fomitopsis pinicola*. Его конкурентоспособность в культуре по сравнению с другими сапроотрофными грибами наименьшая [Holmer, 1996]. Гриб часто наблюдается уже на начальных стадиях разрушения хвойной древесины, давая базидиомы уже на первый–второй год [Meredith, 1960; Степанова, Мухин, 1979; Runge, 1986]. По данным И.В. Ставищенко [2000в], на Урале гриб появляется на второй стадии разложения ветровала березы, достигает наибольшей численности на третьей и сохраняется до четвертой стадии; на ветровале ели сукцессионный диапазон гриба несколько смещен к ранним стадиям разложения (1–3), но наиболее характерен для второй стадии. В научной литературе имеются данные о том, что на начальных стадиях гниения свежего субстрата гриб выступает в качестве пионерного слабого дереворазрушителя, на поздних стадиях развития гнили — уже в качестве активного [Hallaksela, 1993].

Вид относится к числу важнейших возбудителей раневой гнили хвойных в Европе [Aufsess, 1980; Cervinkova, 1980]. В таком качестве в пятилетних ранах он продвигается по стволу со скоростью 32 см в год, в сорокалетних — со скоростью 12 см в год [Sima, 1982]. Гриб более успешно колонизирует раны в верхней части ствола, нежели в области корневой шейки [Roll-Hansen F., Roll-Hansen H., 1980; Vasiliauskas, Stenlid, 1998]. Известен он и как биржевой (складской) гриб [Демидова, 1960; Синадский, 1983]. Таким образом, *S. sanguinolentum* является экологически весьма пластичным раневым видом, на березе проявляющим определенную термофильность, что, возможно, показывает его связь с симиаридными хвойными редколесьями.

***Stereum subtomentosum* Pouzar**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые или сидячие, прикрепленные к субстрату в одной точке, до 7×6 см; гименофор гладкий; гифальная система димитическая. Растет на валежной древесине лиственных пород; вызывает белую гниль. Панбореальный вид, распространенный в Европе, Азии, Северной Америке [Давыдкина, 1980; Nordic Macromycetes, 1997]; в России обитает во всех лесных регионах, не проникая далеко на север.

Гриб характерен для березы [Eriksson et al., 1984]; встречается на ней в европейской части России до Ленинградской области [Змитрович, 1999] и Карелии [Бондарцева и др., 2000], в Оренбургской области [Сафонов, 2002], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967; Ставишенко, 2000а, в], в Западной Сибири [Мухин, 1993], в Якутии [Карпова-Бенуа, Бенуа, 1972], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975], в Монголии [Бондарцева, Уранчимэг, 1993]. В Западной Сибири гриб распространен на березе от северной тайги, где изредка встречается на гарях и в населенных пунктах (пос. Берёзово), до лесостепи, где его доля возрастает до 11 % и он становится фоновым видом. Особенно обилен в пирогенных колочных лесах (до 20–30 %), в горельниках подтаежной зоны (до 15 %). В целом по региону его доля составляет 2,2 %. В Тюмени кроме березы (2 %) вид отмечен на семи породах, причем его доля на ольхе (7 %) и иве (3 %) выше. Эта разница увеличивается с продвижением на север, где в поймах Иртыша и средней Оби вид довольно обычен на старом, замытом паводками ольховом и ивовом валежнике. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для частично разрушенного валежника и пней.

Xylobolus subpileatus (Berk. et M.A. Curtis) Boidin.

Базидиомы широко распростертые, с отогнутым краем или в виде мелких срастающихся шляпок; гименофор гладкий, с концентрическими бороздами; гифальная система димитическая. Растет на живой и валежной древесине дуба, реже бука, ильма и каштана и других лиственных пород; отмечен на кедре; вызывает белую гниль. Пантропический вид, в России отмечен на юге европейской части, Урала, Сибири [Давыдкина, 1980; Nordic Macromycetes, 1997]. Гриб малохарактерен для березы, отмечен на ней В.А. Мухиным [1993] на юге Западной Сибири.

HYPHODERMATALES

Chaetoporellaceae

Antrodiella citrinella Niemelä et Ryvarde

Базидиомы распростертые или распростерто-отогнутые с узким отгибом; гименофор трубчатый, поры 4–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Развивается на старых замшелых пнях хвойных и старых базидиомах трутовиков р. *Fomitopsis*; гниль белая, малоактивная. Редкий вид, распространенный во влажных хвойных лесах Северной и Центральной Европы [Бондарцева, 1998; Ниемеля, 2001]; в России известен в Карелии [Бондарцева и др., 2000], на Вепсовской возвышенности [Змитрович, 2003]. Рассматривается в качестве индикатора условно-коренных лесов [Kotiranta, Niemelä, 1996; Бондарцева и др., 2000]. Имеется сообщение о находке гриба на базидиоме *Fomes fomentarius*, росшем на березе в Финляндии [Niemelä et al., 1992]. Очевидно, что в составе консорции березы *Antrodiella citrinella* может рассматриваться в качестве гигрофильного вида, способного замещать первичные транскортикальные грибы на валежнике в ходе сукцессии.

Antrodiella faginea Vampola et Pouzar

Базидиомы однолетние, резупинатные, узловатые, иногда в виде зачаточных шляпок с отгибом в несколько миллиметров и толщиной 0,5–1 мм; гименофор трубчатый, поры мелкие, 6–8 на 1 мм; гифальная система димити-

ческая. Растет на гнилой валежной древесине лиственных пород, прежде всего на *Salix caprea*, часто на мертвых базидиомах трутовиков *Fomitiporia punctata*, *Porodaedalea conchata*, *Datronia mollis* и др.; вызывает белую гниль. Малоисследованный европейский вид, распространенный от неморальных лесов до Фенноскандии [Ниемеля, 2001]. По данным В.А. Спирина и И.В. Змитровича [Spirin, Zmitrovich, 2003], на березе развивается форма *Antrodiella faginea*, склонная к образованию шляпок, вплоть до воронкообразных. Гриб указывается ими на валежных ветвях *Betula pubescens* в Карелии, Татарстане, Нижегородской области. Отмечается близость данного вида, с одной стороны, к *Antrodiella semisupina* (Berk. et M.A. Curtis) Ryvarden, с другой — к *A. romellii* (Donk) Niemelä [Spirin, Zmitrovich, 2003]. Вероятно, *A. faginea* входит в состав слабо дифференцированного *A. semisupina*-комплекса [Niemelä et al., 1995] и является близким к гидротермическим эврибионтам термофильным грибом, в порядке сукцессии заселяющим ветви сухостойных деревьев и кустарников.

Antrodiella foliaceodentata (T.L. Nicol.) Gilbertson et Ryvarden

Базидиомы однолетние, шляпки обычно собраны в розетку, размер одной достигает 3×5 см; гименофор зубчато-пластинчатый; гифальная система тримитическая. Растет на валежной древесине лиственных пород, прежде всего бука, реже на осине и березе; гниль белая. Редкий неморальный вид, найденный в Польше, затем в ряде областей Европейской России, на Кавказе, в Сибири, на Алтае [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцева, 1998; Спирин, 2003].

На территории Западно-Сибирской равнины случаи нахождения гриба единичны, на основании чего В.А. Мухин [1993] относит его к случайным для региона видам, но не исключает возможности отнесения его к реликтовым видам атлантического периода голоцена, проникшим во время последнего внедрения широколиственных пород на юг региона из Предуралья [Нейштадт, 1957; Горчаковский, 1969]. Вид включен в Красную книгу ХМАО [2003] и Красную книгу Тюменской области [2004].

На березе гриб указывается за пределами неморальной части своего ареала — в Иркутской [Бондарцева, 1992] и Тюменской областях [Мухин, 1993; Арефьев, 2000б]. Сначала вид был отмечен в южнотаежных лесах, а в ходе настоящих исследований — на юге средней тайги (бассейн р. Вондрас) у обочины шоссе на бесплодном наросте *Inonotus obliquus* на усохшей березе.

Antrodiella hoehnellii (Bres.) Bourdot et Galzin

Базидиомы однолетние, сидячие, часто черепитчатые, отгиб шляпки 1,5–3 см; гименофор трубчатый, поры угловатые, 4–6 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на пнях и сухостое лиственных пород (ольха, граб, орешник, бук, дуб), характерно развитие среди старых базидиом *Inonotus radiatus* [Ниемеля, 2001]; гниль белая. Редкий неморальный вид, распространенный на юго-западе Евразии до Кавказа, Урала, Алтая, Томской области, Казахстана [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцева, 1998; Zhukoff, 1995]. На территории Западно-Сибирской равнины не найден.

Гриб малохарактерен для березы, указывается на ней в Центральной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], Эстонии [Пармасто, 1955]; в России найден в Центрально-Лесном заповеднике [Бондарцева, 1986], в Ленинградской [Бондарцева, 1992], Нижегородской [Спирин, 2003] областях.

***Antrodiella incrustans* (Berk. et M.A. Curtis ex Cke) Ryvarden**

Базидиомы однолетние, распростертые или распростерто-отогнутые, отгиб шляпки менее 2 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Североамериканский вид, чаще встречающийся на востоке США в качестве разрушителя древесины лиственных пород [Gilbertson, Ryvarden, 1986]. В России вид известен в Республике Марий Эл и окрестностях с. Шушенского [Spirin, Zmitrovich, 2003] по образцам, ранее определенным как *Skeletocutis amorphia* (Fr.) Kotl. et Pouzar var. *vassilkovii* [Бондарцев, 1940; Бондарцева, 1998]; однако принадлежность других находок, опубликованных под этим названием, к *Antrodiella incrustans* не подтверждена. Российские образцы вида найдены на валежнике *Betula pubescens* и отмерших базидиомах *Daedaleopsis confragosa*. Изложенное позволяет отнести его, как и большинство представителей рода *Antrodiella*, к вторичным в сукцессии разрушителям гнилой древесины [Бондарцева, 2000].

***Antrodiella semisupina* (Berk. et M.A. Curtis) Ryvarden**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб до 1 см; гименофор трубчатый, поры мелкие, 4–6 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на валежной древесине многих лиственных пород, реже на хвойных, отмечено развитие на старых базидиомах *Fomes*, *Fomitopsis*, *Inonotus* [Ниемеля, 2001]; гниль белая. Циркумбореальный вид; в России распространен в европейской части, на Урале, в Сибири, Дальнем Востоке (Камчатка и Кунашир) [Бондарцева, 1998]. Довольно обычен для березы, указывается на ней в Северной Америке (в северных лесах, на юге — в горных) [Gilbertson, Ryvarden, 1986], Северной Европе [Ниемеля, 2001]; Эстонии [Пармасто, 1955], ряде областей европейской части России [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1964, 1992; Лосяцкая, 1999, 2000; Спирин, 2003; Zmitrovich, 2003], Южном Зауралье [Растения и грибы..., 2003], Западной Сибири [Мухин, 1993], на Алтае [Бондарцева, 1973; Zhukoff, 1995], Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. На территории Западно-Сибирской равнины распространен по всей лесной зоне, вплоть до долинных лесов тундровой зоны, однако на севере встречается единично [Мухин, 1993]; преобладает резупинатная форма гриба на старых трутовиках. В целом по региону вид немногочислен, не фигурирует он и в ряде исследований по Уралу [Степанова-Картавенко, 1967; Ставищенко, 2000a]. В Европе же гриб обычен по всей ее территории [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ниемеля, 2001]. Вероятно, он относится к широтно-зональным эврибионтам с пониженной психротолерантностью, характерным для диапазона условий от приморских до умеренно континентальных.

***Diplomitoporus crustulinus* (Bres.) Domański**

Базидиомы однолетние или зимующие, распростертые, до 20 см, толщиной до 5 мм; гименофор трубчатый, поры неравновеликие, 2–4 на 1 мм; гифальная система димитическая. Растет, как правило, на мертвой древесине хвойных, чаще на ели; гниль белая. Редкий циркумбореальный вид, в России известен в Сибири [Бондарцева, 1998]. В Западной Сибири распространен в таежной части лесной зоны [Мухин, 1993; Ставищенко, 2002a; Ставищенко, Мухин, 2002]; включен в Красную книгу ЯНАО [1997]. Малохарактерен для березы; указывается на ней в Северной Америке

[Gilbertson, Ryvardeen, 1986]. Очевидно, выступает на этой породе в качестве гигрофильного гриба, развивающегося на валежных стволах уже с первых стадий их разложения.

***Diplomitoporus lindbladii* (Berk.) Gilbertson et Ryvardeen**

Базидиомы однолетние, распростертые, до 30 см, наслаивающиеся друг на друга, толщиной до 5 мм; гименофор трубчатый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система димитическая. Растет на мертвых стволах и пнях хвойных (чаще на *Pinus*), изредка лиственных пород (ольха, береза, осина и др.); гниль белая, активная. Циркумполярный вид, приуроченный к зоне хвойных лесов, особенно горных; в России в соответствующих условиях встречается в большинстве лесных регионов от европейской части до Дальнего Востока [Бондарцева, 1998]. В Европе рассматривается как южный вид [Ниемеля, 2001].

Гриб малохарактерен для березы; указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvardeen, 1986], Западной Европе [Ryvardeen, Gilbertson, 1993], Сибири [Бондарцев, 1953], в частности в Иркутской области [Бондарцева, 1975].

***Skeletocutis amorpha* (Fr.) Kotl. et Pouzar**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, шляпки тонковолокнистые, с отгибом до 3–4 см; гименофор трубчатый с мелкими порами по 3–5 на 1 мм; гифальная система димитическая; гниль белая. Растет на пнях, стволах и мелких остатках хвойных пород (чаще на сосне), может переходить на подстилку [Бондарцева, 1998]. По данным А. Рунге [Runge, 1986], гриб развивается на оптимальной стадии гниения древесины. Циркумбореальный вид, в России встречающийся от европейской части до Дальнего Востока. На березе вид отмечен в Западной Сибири В.А. Мухиным [1993], который рассматривает его в качестве близкого к широтно-зональным эврибионтам (не найден только в лесотундровой зоне региона). На валежной березе и старых базидиомах *Daedaleopsis confragosa* отмечается *Skeletocutis amorpha* var. *vassilkovii* Bondartsev [Бондарцева, 1998]. В.А. Спирин и И.В. Змитрович [Spirin, Zmitrovich, 2003] после проведенной ревизии относят некоторые из таких образцов к *Antrodiella incrustans* (Cooke) Ryvardeen.

***Skeletocutis lenis* (P. Karst.) Niemelä**

Базидиомы многолетние, резупинатные протяженностью до 30 см, толщиной до 4 мм; гименофор трубчатый, поры мелкие, 4–7 на 1 мм; гифальная система димитическая. Встречается преимущественно на валежной древесине хвойных пород, иногда в качестве домового гриба, а в неморальной зоне также и на лиственных породах; гниль белая. Мультирегиональный вид, широко распространенный в бореальных лесах; по массивам старых девственных лесов проникает далеко на север Европы [Kotiranta, Niemelä, 1996; Бондарцева и др., 2000]. В России встречается от западных до восточных рубежей [Бондарцева, 1998], в частности довольно обычен на Урале [Степанова-Картавенко, 1967]; на территории Западно-Сибирской равнины найден нами на усохшей ветви растущего кедра в среднетаежном Прииртышье. Для березы вид не характерен, но в Западной Европе отмечен на старых базидиомах *Fomes fomentarius* [Ryvardeen, Gilbertson, 1993]. Очевидно, *Skeletocutis lenis* может развиваться на поздних стадиях разрушения березовой древесины в достаточно теплых климатических условиях.

***Skeletocutis nivea* (Jung.) Jean Keller**

Базидиомы однолетние или двухлетние, распростерто-отогнутые, шляпка до 2 см; гименофор трубчатый, поры очень мелкие, 6–9 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на мертвых ветвях, изредка на стволах различных лиственных пород (клен, ясень, ольха, ива, береза и др.), изредка на хвойных; вызывает белую гниль, гниение слабое. Мультирегиональный южный вид, свойственный неморальным лесам; в России распространен преимущественно по югу лесной зоны в европейской части, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке [Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1998]. На березе отмечается в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в Эстонии [Пармасто, 1955]; в России — в ряде областей европейской ее части [Бондарцев, 1953; Стороженко, 2002; Спирин, 2003], в Западной Сибири [Мухин, 1993], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. На территории Западно-Сибирской равнины распространен в широтно-зональном диапазоне от средней тайги до лесостепи [Мухин, 1993; Ставишенко, 2002б; Тюмень..., 2002; Арефьев, 2003а, 2004а], довольно обычен в южной его части, где чаще встречается на осине и липе, а в условиях г. Тюмень — на карагане. В целом по региону доля вида на березе составляет 0,1 %, в пойменных лесах и плакорных липняках она на порядок выше. Гриб характерен для тонкомерного валежника вплоть до поздних стадий разложения.

***Skeletocutis subincarnata* (Peck) Jean Keller**

Базидиомы однолетние, распростертые до слегка отогнутых; гименофор трубчатый, поры круглые, 4–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Растет на полуразложившейся, часто замшелой валежной древесине хвойных пород, особенно на сосне и ели; вызывает белую гниль. Распространен в Европе, Северной Америке; в России — в европейской части, на Урале, в Сибири [Бондарцева, 1998]. В Ленинградской, Нижегородской областях причисляется к относительно редким видам [Змитрович, Спирин, 2002; Спирин, 2003]. Возможно, под данным видом следует понимать *Skeletocutis subincarnata*-комплекс [Niemelä, 1998], состоящий из нескольких близких «микровидов».

Гриб малохарактерен для березы; указывается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994; Niemelä, 1998]. В Западной Сибири распространен в широтно-зональном диапазоне от подтайги до средней тайги [Мухин, 1993; Ставишенко, Мухин, 2002]. Довольно теплолюбивый гриб, проникающий по старым влажным лесам в умеренно континентальные области Евразии.

Steccherinaceae***Irpex lacteus* Fr.**

Базидиомы однолетние или зимующие, распростерто-отогнутые, отгиб до 1 см; гименофор зубчато-рассеченный; гифальная система димитическая. Растет на мертвых, реже на живых стволиках и ветвях многих лиственных пород, изредка на хвойных. Вызывает белую гниль. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале он появляется и достигает наибольшей численности на второй стадии разложения ветровала березы, сохраняясь до четвертой стадии.

Мультирегиональный вид, один из наиболее обычных; в России распространен по всей территории, на ольхе кустарниковой отмечен в тундровой зоне [Мухин, 1991]. На березе встречается практически по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Бондарцева, 1973, 1975, 1998; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Михалёва, 1993; Мухин, 1993; Сафонов, 2000; Стороженко, 2002; Спирин, 2003; Zmitrovich, 2003; и др.]. В Западной Сибири обычен по всей области произрастания древесных форм; на березе его доля в разных зонах составляет порядка 0,5 %. Наиболее обилен гриб в горельниках, где его доля на порядок выше, в частности в Заполярье она достигает 5,3 %, в лесостепи — 13 %, почти того же порядка численность вида достигает в буреломах и на вырубках южной тайги, где гриб развивается на ветвях крупных поваленных стволов. В условиях Тюмени вид отмечен на 16 лиственных породах, наиболее велика его доля на карагане (23 %) — интродуцированном ксероморфном кустарнике, а также на усохших ветвях кленов и бархата амурского, а из местных пород — на черемухе (4 %). Гриб во многом повторяет экологическую специфику своего регионального трофического преферендума — черемухи, адаптированной к неустойчивому режиму речных пойм, в нарушенных местообитаниях выходящей на плакоры, в лесостепи иногда образующей чистые черемуховые массивы.

***Junghunia pseudozillingiana* (Parmasto) Ryvarden**

Базидиомы однолетние, распростерто-узловатые, с зачаточными шляпками, до 3 мм толщиной; гименофор трубчатый, поры извилистые до ирпексовидных в центре, 2–3 на 1 мм; гифальная система димитическая. Развивается на старых базидиомах трутовиков (*Phellinus tremulae*, *Fomitiporia punctata*), откуда может переходить на прилегающие участки древесины (обычно осины). Распространен в средней полосе Европы, восточнее sporadически встречается до Томской области [Бондарцева, 1998; Ниемеля, 2001]. Малохарактерный для березы вид, отмечен на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993] и в европейской части России [Бондарцева, 1998].

***Steccherinum murashkinskyi* (Burt) Maas G.**

Базидиомы однолетние, сидячие или распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 3,5 см; гименофор шиповатый; гифальная система димитическая. Растет на гнилой древесине лиственных, реже хвойных пород (береза, осина, ива, дуб, клен, пихта); гниль белая. Распространен на Кавказе и в Закавказье, в Волжско-Донском регионе, в Сибири, на Дальнем Востоке; вне территории бывшего СССР не отмечен. Береза является одним из основных субстратов гриба на большей части его ареала [Pilát, 1933; Николаева, 1961; Maas, 1974]. Вид указывается на ней в Нижегородской (на *Betula pubescens*) [Спирин, 2003] и Оренбургской областях [Сафонов, 2000, 2002], Южном Зауралье [Растения..., 2003], Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 1997в; Ставищенко, 2002б], на Алтае [Zhukoff, 1995], в горах Южной Якутии (на березе каменной) [Михайлова, 2009], на Дальнем Востоке [Николаева, 1967]. На территории Западно-Сибирской равнины вид распространен в южной ее части, по долинам рек и горельникам достигая среднетаежной зоны. В целом по региону доля вида на березе составляет 0,4 %; широтно-зональный оптимум приходится на подтайгу, где она достигает 1 %, а в пе-

риодически проходимых низовыми пожарами травяных лесах 4–5 %. Чаще всего гриб развивается на усохших тонкомерных стволах, разлагаемых *Daedaleopsis tricolor*. В условиях Тюмени *Steccherinum murashkinskyi* отмечен на шести листовенных породах, среди которых сравнительно велика его доля на яблоне (2 %), что подчеркивает ксеротолерантность гриба.

***Steccherinum ochraceum* (Pers. ex Gmelin: Fr.) S.F. Gray**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, до сидячих, прикрепленных к субстрату в одной точке, размер до 3×2 см; гименофор шиповатый; гифальная система димитическая. Растет на древесине многих листовенных пород, реже на хвойных; вызывает белую гниль. Мультирегиональный вид, распространенный на всех континентах, кроме Африки; в России — во всех лесных регионах. Весьма характерный для березы гриб, обычный на ней в бореальной зоне Евразии и Северной Америки [Николаева, 1961; Maas, 1974], в частности в Ленинградской [Змитрович, 1999], Псковской областях [Лосицкая, 1999], в Карелии [Бондарцева и др., 2000], в заповеднике «Кивач» [Бондарцева, Свищ, 1993; Грибы..., 2001], в Нижегородской [Спирин, 2003], Оренбургской областях [Сафонов, 2000, 2002], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967; Ставищенко, 2000a], в Западной [Мухин, 1993; Арефьев, 2000a] и Восточной Сибири [Петренко, 1978]; на Дальнем Востоке (на *Betula platyphylla* и др.) [Николаева, 1967; Любарский, Васильева, 1975]. На территории Западно-Сибирской равнины встречается по всей ее лесной зоне, однако наиболее обилен в южной части, где становится фоновым. Оптимум вида приходится на подтайгу, где его доля на березе достигает 3,4 %, а в пройденных низовыми пожарами молодых березняках 6–9 %; в лесостепи доля вида уменьшается (1,4 %); в северной части ареала гриб встречается преимущественно в сухих лишайниковых редколесьях, где его доля в бассейнах рек Таз и Надым может достигать 3–4 %. Часто вид развивается на усохших тонкомерных стволах, разлагаемых грибами р. *Daedaleopsis*. В условиях Тюмени вид отмечен на 17 древесных породах, в том числе на сосне. Наиболее велика его доля на сирени (25 %), которую гриб поражает в растущем состоянии, вызывая центральную гниль. Гриб обилен на карагане (13 %), дубе (10 %); из местных пород — на ольхе (13 %), черемухе (11 %), ивах (8 %), что показывает его приуроченность к кустарниковой растительности долин.

***Trichaptum abietinum* (Ficks.: Fr.) Ryvarden**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, до 1,5×3 см; гименофор трубчатый до зубчато-рассеченного; гифальная система димитическая. Растет на валежных стволах и пнях хвойных пород, особенно на ели; гниль белая, активная. Циркумглобальный вид, широко распространенный в умеренной зоне, редкий в тропиках; в России встречается во всех лесных регионах [Бондарцева, 1998], в тундровой зоне его находят на лесоматериалах [Арефьев, 2002г, д]. Гриб не характерен для березы, хотя, вероятно, может быть пропущен при исследованиях из-за некоторого сходства с характерным для нее *T. biforme*. Отмечен на березе в Северной Америке [Overholts, 1953], в Северной Европе [Ниемеля, 2001]. На территории Западно-Сибирской равнины вид распространен по всей области произрастания древесных, за исключением лесостепи, что обусловлено, вероятно, отсутствием в этой зоне ели [Мухин, 1993]. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб, как и других представителей р. *Trichaptum*, к числу харак-

терных для крупномерного свежего и частично разрушенного валежника. А. Рунге [Runge, 1986] отмечает, что рассматриваемый вид развивается на начальной стадии гниения. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб появляется и достигает наибольшей численности на второй стадии разложения ветровала ели, сохраняясь до третьей стадии. Наиболее активно он осваивает заболонную древесину в контакте с корой.

***Trichaptum biforme* (Fr. in Klotzsch.) Ryvarden**

Базидиомы однолетние или зимующие, распростерто-отогнутые, до 5–6 см; гименофор зубчато-рассеченный; гифальная система димитическая. Растет на сухостойных и валежных, часто на обгорелых стволах лиственных пород, обычно на березе, изредка на хвойных; гниль белая. Мультирегиональный вид, редкий на северной окраине лесной зоны и в тропиках. В России распространен на большей части территории лесной зоны. На березе встречается практически по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Бондарцева, 1973, 1975, 1986, 1992, 1998; Бондарцева и др., 2000; Степанова-Картавенко, 1967; Крутов, 1992; Мухин, 1993; Лосицкая, 1999; Барсукова, 2000; Стороженко, 2002; Сафонов, 2002; Спирин, 2002, 2003; Михайлова, 1993; и др.]. На территории Западно-Сибирской равнины распространен по всей области произрастания древесных, за исключением лесотундры [Мухин, 1993]. В зоне гипоарктических редколесий изредка встречается по горельникам, в северотаежных горельниках становится обычным на березе видом, составляя на ней до 10–25 % ксиломикокомплекса. В средней тайге вид становится фоновым, встречаясь практически во всех лесах, особенно в нарушенных и редколесьях. Доля вида в зональных *Betula*-комплексах увеличивается на юг вплоть до лесостепи, где достигает 10,6 %, а в горельниках — до 30 %. В целом по региону она составляет 6 %, в условиях Тюмени — только 5 %, однажды вид был отмечен в ней на иве.

По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб появляется и достигает наибольшей численности на второй — третьей стадиях разложения ветровала березы, сохраняясь до четвертой стадии. Н.Т. Степанова и В.А. Мухин [1979] свидетельствуют о том, что дереворазрушающая активность гриба в природном эксперименте с закладкой образцов в почву практически не проявилась. В культуре вид характеризуется как быстрорастущий [Ганбаров, 1989]. Н.В. Черемина [1995б] относит его к наиболее устойчивым термотолерантам. Весьма устойчив он и к техногенным нарушениям среды [Брызгалов, 1995; Брындина, 1998]. В целом вид оценивается как близкий к гидротермическим эврибионтам термофильный ксеротолерант, приуроченный к заболонной древесине березы, одинаково свойственный стволу и ветвям быстро усохших на корню деревьев. Способен длительно сохраняться на гниющей древесине, иногда переходя на базидиомы *Fomes fomentarius*.

***Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden**

Базидиомы однолетние или зимующие, распростерто-отогнутые, до 3,5×5 см; гименофор зубчато-пластинчатый; гифальная система димитическая. Растет на древесине хвойных пород, преимущественно на сосне; гниль белая, активная [Бондарцев, 1953]. Циркумполярный вид, в России встречается

ся во всех лесных регионах [Бондарцева, 1998], вплоть до тундровой зоны [Mukhin, Kotiranta, 2001]. На территории Западно-Сибирской равнины обычен по всей лесной зоне [Мухин, 1993], на лесоматериалах найден в зоне типичных тундр [Арефьев, 2002д, 2003г]. Вид не характерен для березы, отмечен на ней в Северной Европе [Ниемеля, 2001]; на севере Западной Сибири найден в горельнике близ пос. Красноселькуп [Арефьев, 2000б]. Следует заметить, что ассоциированные с хвойными грибы на березе обычно приурочены к горелой, выветренной или вымоченной древесине, во многом утратившей свою специфичность [Арефьев, 2009б]. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на хвойных грибов появляется и достигает наибольшей численности на второй — третьей стадиях разложения ветровала, сохраняясь до четвертой стадии.

Bjerkanderaceae

Abortiporus biennis (Bull.: Fr.) Singer

Полиморфный вид. Базидиомы зимующие, сидячие или на ножке, диаметром до 10 см; гименофор трубчатый, поры дедалеевидные, 1–3 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на многих лиственных породах (клен, ольха, береза, граб, бук, дуб, ива, липа, вяз и др.), изредка на хвойных; вызывает белую активную гниль живых деревьев и мертвой древесины. Часто развивается на обгоревших пнях после пожаров, на влажной песчаной почве. Вместе с базидиальной стадией или отдельно на почве образует конидиальную стадию *Ceriumyces terrestris* Schulzer. Мультирегиональный вид, но повсюду редок. В России встречается в европейской части, на Урале, в Сибири, не отмечен на Дальнем Востоке [Бондарцева, 1998]. На территории Западно-Сибирской равнины найден в Юганском заповеднике на сосне сибирской [Ставишенко, Мухин, 2002]. Редкий для березы грибок, встречается на ней в Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцева, 1998], на Урале [Ставишенко, 2000а], в Оренбургской области [Сафонов, 2000, 2002].

Bjerkandera adusta (Willd.: Fr.) P. Karst.

Базидиомы однолетние или зимующие, распростерто-отогнутые, шляпки до 5 см; гименофор трубчатый, поры мелкие, 5–7 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на многих лиственных породах, изредка на хвойных; гниль белая. Циркумглобальный вид, в России встречается во всех регионах. Очень характерен для березы на большей части ее ареала [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Никадимова, 1964; Бондарцева, 1973, 1975, 1986, 1998; Петров, 1991; Михайлова, 1993; Любарский, Васильева, 1975; Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993; Стороженко, 2002; Сафонов, 2002; Исаева, Берлина, 2002; и др.]. М.А. Бондарцева [2000] относит вид к числу характерных для усыхающих деревьев, сухостоя и пней. Известна его приуроченность к антропогенным территориям [Юпина, 1987; Брызгалов, 1995; и др.]; В.А. Мухин с соавторами [Мухин и др., 2000; Мухин, Ушакова, 2005] рассматривают его в качестве наиболее типичного эксплерентного вида. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале грибок достигает наибольшей численности на второй стадии разложения ветровала березы, сохраняясь до четвертой стадии; аналогично изменение его численности и на ветровале ели. В культуре растет быстро [Boddy, 1983; Ганбаров, 1989]. В.А. Мухиным

[1993] вид указывается в числе грибов, имеющих сравнительно высокий температурный минимум роста, свыше 10 °С.

На территории Западно-Сибирской равнины вид распространен по всей лесной зоне. В целом по региону его доля на березе составляет около 5 %. В зональном оптимуме, приходящемся на подтайгу, она достигает 9 %, на вырубках — 26 %. С продвижением на север доля вида падает до 0,7 % в лесотундровой зоне, где он отмечается на окраинах городов, например близ г. Игарка на него приходилось 4 % *Betula*-комплекса. На привозных березовых лесоматериалах в зоне типичных тундр (пос. Мыс Каменный) доля гриба составила свыше 2 %, он развивался более 10 лет, образуя мелкие базидиомы [Арефьев, 2003г]. В условиях Тюмени, где вид найден на 18 породах, его доля на березе составила 10 %. Значительно большей она была на кизильнике (38 %), а также на кленах (24 %), бархате амурском (20 %), дубе (15 %), яблоне (14 %), сирени (14 %). Из местных пород наибольшая доля вида отмечена на липе (17 %), на тополях она составила 10 %, на осине — 8 %. На пойменных породах (ольхе, ивах, черемухе) доля вида невелика, что может свидетельствовать об изначальной связи гриба не с поймами, а с ксероморфными плакорными кустарниками. Гриб является наиболее типичным разрушителем порубочных пней, обычен он и на других механически поврежденных субстратах, в случае развития на сухостое проникает в древесину по ходам насекомых.

***Bjerkandera fumosa* (Pers.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние или зимующие, распростерто-отогнутые, до 6 × 12 см; гименофор трубчатый, поры 2–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на пнях, валеже, изредка на ослабленных живых деревьях многих лиственных пород (на севере ареала на клене, вязе, осине, ивах и др.); гниль белая. Циркумнеморальный вид; в России распространен в южной части лесной зоны [Бондарцева, 1998], есть на Южном Урале [Степанова-Картавенко, 1967; и др.]; на территории Западно-Сибирской равнины вид не указывается, но имеются формы *B. adusta*, близкие к *B. fumosa*, очевидно образующие непрерывный ряд. На березе вид отмечен в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], Эстонии [Пармasto, 1955], России [Бондарцева, 1998].

В культуре вид оценивается как быстрорастущий [Boddy, 1983; Ганбаров, 1989]. В природе характерен для оптимальной фазы разложения древесины [Runge, 1969, 1975]. По данным Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], его базидиомы появляются на мертвой древесине березы через 1–2 года; довольно высокую, хотя и не одинаковую активность гриб проявил в различных искусственных средах, а также в природном эксперименте с закладкой образцов в почву, однако в ряде случаев дереворазрушающая активность вида была в 2–3 раза меньше, чем у *Stereum hirsutum* и *Trametes ochracea*.

***Ceriporiopsis resinascens* (Romell) Domański**

Полиморфный вид, возможно представляющий собой комплекс близких видов [Ниемеля, 2001]. Базидиомы однолетние или многолетние, распростертые или распростерто-отогнутые, с отгибом до 0,8 см; гименофор трубчатый, поры неравновеликие (1)3–4(5) на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на валежной древесине и коре лиственных пород, часто на осине и иве,

также на ольхе, березе, грабе, сливе, рябине, примечателен на стерильных телах *Inonotus obliquus* [Пармасто, 1955]; гниль белая.

Евразийский бореальный вид, приуроченный к влажным местообитаниям, найден в долинах Гренландии [Knudsen et al., 1993]. В России встречается в большей части лесных регионов, вплоть до Камчатки, но нечасто [Бондарцева, 1998]. На территории Западно-Сибирской равнины отмечен в зонах южной и средней тайги, а также в лесотундре [Мухин, 1993; Ставищенко, Мухин, 2002]. На березе гриб обитает в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], Эстонии [Пармасто, 1955], Узбекистане [Балтаева, 1993]. По мнению И.В. Змитровича и В.А. Спирина [2002], этот вид логично рассматривать в роде *Cylindrobosidium* Jülich.

***Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) Gray**

Базидиомы в виде кустистых шляпок в скоплениях диаметром до 40 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Поражает главным образом дуб черешчатый, также клен, березу, граб, каштан, бук и другие лиственные породы, вызывая белую сердцевинную гниль корней и нижней части ствола. Базидиомы развиваются у основания старых стволов, мицелий способен распространяться в почве и сохраняться на заключенной в ней древесине в течение многих лет, в благоприятные годы формируя плодоносцы. Мультирегиональный южный вид, распространенный в Европе, Восточной Азии, Северной Америке, Австралии. В России известен в Прибайкалье и на Дальнем Востоке, в районах произрастания дуба [Бондарцева, 1998], найден на старых уличных насаждениях Минска (Белоруссия) [Yurchenko, Vynayev, 2002; и др.]. Гриб малохарактерен для березы, отмечен на ней в Западной Европе [Creveld et al., 1983; Ryvarden, Gilbertson, 1993], на юге России [Бондарцева, 1998].

***Hapalopilus rutilans* (Pers.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 4×9 см; гименофор трубчатый, поры часто неправильной формы, 2–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на отмерших ветвях, на тонких стволиках и пнях лиственных пород (береза, ольха и др.), изредка на хвойных. Гниль белая. Циркумбореальный вид. Встречается нечасто, но регулярно, во всех регионах России [Бондарцева, 1998]. На березе отмечается практически по всему ее ареалу, включая ряд отдаленных анклавов (Гренландия, Узбекистан и др.) [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1975, 1992, 1998; Пармасто, 1955; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Knudsen et al., 1993; Мухин, 1993; Балтаева, 1993; Лосицкая, 1999, 2000; Барсукова, 2000; Стороженко, 2002; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2002; Спирин, 2003].

На территории Западно-Сибирской равнины вид распространен по всей области произрастания древесных и отмечен на семи лиственных и двух хвойных породах [Мухин, 1993]. Береза является основным субстратом гриба. На ней его доля в целом по региону составляет 0,42 %, а на окраинах лесной зоны — в лесостепи и гипоарктических редколесьях несколько повышается (до 1 %). Наибольшее количество вида (3–5 %) отмечается на плакорных участках мелколесий и молодняков, особенно пройденных низовыми пожарами, например в горелом лишайниковом редколесье близ пос. Красноселькуп (3,5 %), в торфяном редко-

лесье у оз. Нумто (3,4 %), в пирогенных колочных лесах близ оз. Убиенное на границе с Казахстаном (5,4 %). В Тюмени вид отмечен только на березе (<1 %).

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для частично разрушенного валежника, В.Л. Любарский и Л.Н. Васильева [1975] указывают его на сухостое и валежнике. По данным Д. Мередит [Meredith, 1960], гриб преобладает на тонкомерных субстратах пятилетней давности. По исследованиям Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], активность гриба в разных искусственных средах неодинакова, в целом ее уровень средний.

Ischnoderma benzoinum (Wachlenb.: Fr.) P. Karst.

Базидиомы однолетние или зимующие, шириной до 13 см, от распростерто-отогнутых до сидячих, от половинчатых до образующих зачаточную ножку; гименофор трубчатый, поры 3–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Мультирегиональный вид, немногочисленный, но широко распространенный в бореальных лесах на хвойных породах; в России встречается почти на всей лесной территории [Бондарцева, 1998]. Растет обыкновенно в нижней части стволов хвойных пород, иногда на сухобочинах живых деревьев, вызывая белую заболонно-ядровую напенную гниль, распространяющуюся в корни [Любарский, Васильева, 1975]. Есть указания [Gilbertson, Ryvarden, 1986], что *I. benzoinum* может обитать и на лиственных породах, но этот факт нельзя считать установленным, поскольку морфологически вид очень близок к *I. resinosum* (Fr.) P. Karst., и под этим названием длительное время указывалась как форма, свойственная лиственным (в том числе и березе), так и форма, свойственная хвойным [Бондарцева, 1998]. Так, В.Г. Стороженко в недавней своей работе [2000] рассматривает *I. resinosum* в качестве типичного представителя биотрофного комплекса таежных ельников европейской части России. *I. benzoinum* в отличие от своего «лиственного двойника» характерен для таежных, особенно горно-таежных лесов. К.Е. Мурашкинский [1939] относил его к плейстоценовым горно-таежным реликтам, этого же мнения придерживался В.А. Мухин [1993], считая вид редким для Западно-Сибирской равнины, но распространенным по всей ее таежной зоне вплоть до лесотундры. В дальнейшем гриб был включен в Красную книгу ЯНАО [1997] и, под таксономом *I. resinosum* s. l., в Красные книги ХМАО [2003] и Тюменской области [2004]. Э.Х. Пармasto [1959] рассматривал *I. benzoinum* в числе видов субаркто-горной дизъюнкции, что подтверждается, в частности, его более высокой встречаемостью на Урале [Степанова-Картавенко, 1967; Ушакова, 2000] и в горных районах Сибири [Жуков, 1978, 1985а, б] и Дальнего Востока [Любарский, Васильева, 1975].

Ischnoderma resinosum (Fr.) P. Karst.

Базидиомы однолетние, от распростерто-отогнутых до сидячих, шириной до 10 см; гименофор трубчатый с порами по 3–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Развивается на лиственных породах (чаще всего *Fagus*); гниль белая, активная. Мультирегиональный вид, характерный для широколиственных лесов [Бондарцева, 1998]. Отмечен на березе в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 2000а; Ставищенко, 2000б; Ставищенко, Мухин, 2002], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. Вероятнее всего, большинство этих находок относится именно к данному виду, а не к его «двойнику» *I. benzoinum* (см. выше). В За-

падной Сибири *I. resinosum* распространен в широтно-зональном диапазоне от подтайги до средней тайги с оптимумом в южной тайге. В ходе работ было обнаружено семь случаев развития гриба на *Betula pendula*, на других лиственных он не найден. Существенным отличием от предыдущего вида является обитание не в основании ствола, а на ветвях крупных буреломных деревьев в оптимальной фазе их разложения. Гриб неоднократно отмечался в кроне бурелома, пораженного редкими в регионе комлевыми пирогенными паразитами *Climacodon septentrionalis* и *Spongipellis spumeus*. В старых разреженных распадающихся лесах бассейна р. Тавда доля *Ischnoderma resinosum* на березе может достигать 2 %. Вид включен в Красные книги ХМАО [2003] и Тюменской области [2004].

***Ischnoderma scaurum* (Lloyd) Domański**

Базидиомы однолетние, сидячие, часто с боковой ножкой, шляпки до 8 см; гименофор трубчатый, поры неправильно-удлиненные, (2)3–4 на 1 мм; гифальная система димитическая. Развивается на валеже и пнях лиственных пород; способен выступать в качестве факультативного паразита на корнях и комле растущих деревьев; гниль белая.

Гриб распространен в южных районах Дальнего Востока (Приморье, Япония, Филиппины) [Бондарцева, 1998]. Отмечен на *Betula costata* в Приморье, на *B. platyphylla* в Хабаровском крае [Бондарцев, 1961; Любарский, 1962; Бондарцева, 1998]. А.С. Бондарцев отмечает физиономическое сходство сидячих форм гриба с *Inonotus radiatus*.

***Loweomyces fractipes* (Berk. et M.A. Curtis) Jülich**

Базидиомы однолетние, от распростертых до сидячих или с центральной ножкой, диаметром до 4 см; гименофор трубчатый, поры угловатые, 4–5 на 1 мм; гифальная система мономитическая; гниль белая. Неморальный вид. Широко распространен в Северной Америке, где обычен на валеже, пнях, корнях хвойных пород, изредка встречается на *Acer* и *Betula* [Gilbertson, Ryvarden, 1986]. В Европе редок (развивается на отмершей древесине *Alnus*, *Caprinus*, *Fraxinus*); в России не отмечен [Бондарцева, 1998]. Очевидно, раневый гриб.

***Loweomyces wynnei* (Berk. et Broome) Jülich**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, с высоко отгибающимися краями, до 1,5–4 см, с толстыми грубыми шнурами; гименофор трубчатый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система субдимитическая; гниль белая. Растет на валежной древесине лиственных и хвойных пород (клен, береза, бук, граб, дуб, ива, липа, ель и др.), переходит с древесины на прилегающую подстилку и растительные остатки. Редкий вид, распространенный в Европе. В России найден в Нижегородской области В.А. Спириным [2003], который относит этот вид к роду *Antrodiella* [Spirin, 2001].

На березе гриб отмечен в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994].

***Meripilus giganteus* (Pers.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, в виде кустистых шляпок, в скоплениях диаметром до 35×60 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая; гниль белая. Обитает на мертвой древесине дуба и бука, других лиственных пород, изредка на хвойных. Развивается у основания пней, на корнях и погребенной в земле древесине; мицелий способен расти в почве, длительно сохранять-

ся на погребенной в ней древесине. Распространен в Европе, Азии, Северной Америке. В России встречается в местах произрастания дуба и бука. Гриб мало-характерен для березы, указывается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в России (Краснодарский край) [Бондарцева, 1998].

***Spongipellis spumeus* (Sowerby: Fr.) Pat.**

Базидиомы однолетние, от сидячих до образующих ложную ножку, ширина шляпки до 12 см; гименофор трубчатый, поры неравновеликие, (1)2–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Развивается на живых деревьях, а также на валеже и пнях многих лиственных пород (*Acer*, также *Ulmus*, *Quercus*, *Populus* и др.) в области повреждений ствола; вызывает желтовато-белую центральную гниль, ведущую к образованию дупла. Распространен в широколиственных лесах Старого и Нового Света, довольно обычен на юге Дальнего Востока, в целом же считается редким видом, более обычным в парках. В России встречается по всей южной части лесной зоны [Бондарцева, 1998]. В Западной Сибири отмечены случаи обнаружения гриба (в основном на *Populus*) в широтно-зональном диапазоне от подтайги (долины рек Тавда, Тобол) до средней тайги (долина Средней Оби) [Мухин, 1993; Арефьев, 2001a]. Вид включен в Красные книги ХМАО [2003] и Тюменской области [2004]. О развитии на березе упоминал М.А. Сафонов [2000]. В ходе работ на территории Западной Сибири обнаружено два случая развития *Spongipellis spumeus* у основания стволов старых усыхающих деревьев *Betula pendula* в разреженном высокопроизводительном лесу близ долины р. Тавда. Очевидно, заражение произошло несколько десятилетий назад через почти заросшие ныне ожоговые раны, образовавшиеся вследствие низового пожара. По материалам Л.В. Любарского и Л.Н. Васильевой [1975], гриб длительное время (до 8 лет) после гибели пораженного дерева сохраняет жизнеспособность.

***Tyromyces chioneus* (Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 10×8 см; гименофор трубчатый, поры 3–4(5) на 1 мм; гифальная система димитическая; гниль белая. Растет на мертвой древесине многих лиственных пород, изредка на хвойных. Циркумбореальный вид, в России встречается во всех лесных регионах. Очевидно, береза наряду с *Salicaceae* является преобладающим субстратом этого вида, который отмечается на ней практически по всему ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Knudsen et al., 1993; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1975, 1992, 1998; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Kotiranta, Mukhin, 1998; Сафонов, 2002; Spirin, 2001; Спирин, 2002, 2003; и др.]. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб, как и большинство других представителей рода *Tyromyces*, к числу характерных для крупномерного свежего и частично разрушенного валежника. На территории Западно-Сибирской равнины вид найден В.А. Мухиным [1993] в южной части таежной зоны. В ходе настоящих исследований вид отмечен по всей лесной зоне, а его доля на березе в целом по региону составила порядка 0,1 %. В учетах встречается единично, сопутствует нарушенным лесам по окраинам населенных пунктов, горельникам, берегам озер. Изредка его доля может достигать 2–3 % (у пос. Подкаменная Тунгуска, Нумто, Угут, близ оз. Убиенного Казанского района, в зоне аварийного прорыва нефтепровода

в Исетском районе). В Тюмени доля вида на березе не превышает 1 %, такова же его доля на осине и ивах. Заметно чаще гриб встречается в Подмосковье, Прибалтике.

***Tyromyces fissilis* (Berk. et M.A. Curtis) Donk.**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 10 × 20 см; гименофор трубчатый, поры 2–3 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на живых и мертвых стволах лиственных пород (обычно на дубе), часто в дуплах; гниль центральная, белая, мокрая; гниение интенсивное [Бондарцев, 1953]. Распространен в широколиственных лесах Старого и Нового Света; в России — в европейской части, на Урале, в Сибири [Бондарцева, 1998]. На территории Западно-Сибирской равнины гриб известен по единичной находке в среднетаежных лесах Кондо-Сосьвинского междуречья, на основании чего В.А. Мухин [1993] относит его к случайным для региона видам, но не исключает принадлежности к неморальным реликтам атлантического периода голоцена. Среди неморальных видов *T. fissilis*, очевидно, довольно характерен для березы; он указан на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994; Ниемеля, 2001], в европейской части России [Бондарцев, 1953]: на севере до Карелии [Бондарцева и др., 2000], на востоке до Нижегородской области (на *Betula pubescens*) [Spirin, 2001; Спирин, 2003].

***Tyromyces fumidiceps* G.F. Atk.**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 4 × 6 см; гименофор трубчатый, поры 4–5 на 1 мм; гифальная система мономитическая; гниль белая. Растет на валежной древесине лиственных пород (береза, тополь, дуб, ива), преимущественно в местах, подвергающихся весенним паводкам. Редкий неморальный вид, распространенный в Европе и Северной Америке [Бондарцева, 1998]; в России обнаружен в Нижегородской области [Спирин, 2003], в ходе настоящих исследований — в Тюменской области (на замшелом осиновом стволе в пойме р. Нерды — притока р. Тобол). Гриб относительно часто указывается для березы среди прочих древесных пород, особенно в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], реже отмечается на ней в Центральной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994].

***Tyromyces galactinus* (Berk.) Lowe**

Базидиомы однолетние, сидячие, шляпки шириной до 8 см, утолщенные у основания; гифальная система мономитическая; гниль белая. Растет на валеже лиственных пород. Американский вид, распространенный на востоке США и Канады, на северо-западном тихоокеанском побережье. Гигрофил. Обычен на березе [Gilbertson, Ryvarden, 1987].

***Tyromyces kmetii* (Bres.) Bondartsev et Singer**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 4 × 6 см; гименофор трубчатый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая; гниль белая, гниение слабое. Развивается на мертвой древесине лиственных пород. Редкий циркумбореальный вид, в России известен в европейской части, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке. На территории Западно-Сибирской равнины гриб известен по единичным находкам В.А. Мухина [1993] в Южном Зауралье, который рассматривает его в качестве возможного неморального реликта. В Европе, однако, спорадические местообитания этого вида встречаются на территории от

Пиренеев до крайнего севера континента [Ryvarden, Gilbertson, 1994; Ниеме-ля, 2001], на Дальнем Востоке гриб найден только в Камчатской и Сахалин-ской областях [Любарский, Васильева, 1975], что вряд ли отвечает немораль-ному статусу и, скорее, характеризует его как гигрофильный, возможно ис-ходно горный вид.

Гриб широко распространен на березе и, очевидно, характерен для нее; от-мечается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994] вплоть до Лапландии [Ниеме-ля, 2001], в России встречается в Ленинградской области [Бондарцева, 1992], в Южном Зауралье [Мухин, 1993], в Сибири [Мурашкинский, 1940; Бондарцева, 1975], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. В ходе настоящих исследований вид найден на березе на стыке таежной и подтаежной зон в долине р. Тавда.

FISTULINALES

Fistulinaceae

Fistulina hepatica Fr.

Базидиомы однолетние, сидячие или с короткой боковой ножкой, шляпка до 10×20 см; гименофор из свободных трубочек, поры 4–6 на 1 мм; гифальная система мономитическая; гниль бурая. Растет на живых стволах лиственных пород, часто на дубе и каштане; как правило, в дуплах. Распространен в Европе и Северной Америке, где обычен в районах произрастания дуба и каштана. В России известен в южных областях ее европейской части. Малохарактерный для березы вид, изредка встречается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцева, 1998].

POLYPORALES

Polyporaceae

Dichomitus squalens (P. Karst.) D.A. Reid

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие или распростерто-отогну-тые, шляпки до 5–10 см; гименофор трубчатый, поры 4–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Растет на мертвых стволах и пнях, часто на горях, а так-же на обработанной древесине хвойных пород, чаще всего сосны; гниль белая, ямчатая, активная. Циркумбореальный вид, наиболее обычный в Сибири, в других регионах России встречается реже [Бондарцева, 1998]; граница ареала совпадает с северным пределом распространения леса [Mukhin, Kotiranta, 2001]. Нехарактерный для березы гриб, отмечен на ней в Сибири [Pilát, 1936].

М.А. Бондарцева [2000] рассматривает вид в качестве показателя услов-но-коренных лесов и относит его к числу свойственных крупномерному свеже-му валежнику. По данным И.В. Ставищенко [2000в], на Урале гриб отмечается на второй — третьей стадиях разложения ветровала ели. В ходе настоящих ис-следований гриб был обычен в качестве раневого на погибшей сосне на торфя-никах и в горельниках, в редких случаях отмечен как возбудитель раневой гни-ли на имеющих старые повреждения живых крупных соснах.

CORIOLALES

Coriolaceae

Cerrena unicolor (Bull.: Fr.) Murrill

Базидиомы многолетние, распростерто-отогнутые, сидячие, до 5×10 см; гименофор лабиринтовидный или зубчато-рассеченный; гифальная система тримитическая. Развивается на древесине многих лиственных пород, изредка на хвойных. Мультирегиональный вид, в России распространен практически на всей территории. На березе встречается во всех районах ее произрастания [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Степанова-Каптавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Бондарцева, 1975, 1986, 1992, 1998; Мухин, 1993; Михайлова, 1993; Ло-сицкая, 1999, 2002; Бондарцева и др., 2000; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2002; Спирин, 2003; и др.]. Отмечен в кустарниковых тундрах п-ова Ямал на *Betula nana* [Мухин, 1991].

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя, а также для частично разрушенного валежника. Известна его приуроченность к антропогенным территориям [Юпина, 1987; Брызгалов, 1995; и др.]. В.А. Мухин с соавторами [Мухин и др., 2000; Мухин, Ушакова, 2005] рассматривают его в качестве пациентного вида, переадаптированного к биотическому и физическому стрессам. Скорость роста гриба на агар-солодовой среде довольно высока [Рипачек, 1967], но на среде Чапека с древесиной гриб растет очень медленно [Степанова, Мухин, 1979], в некоторых экспериментах его дереворазрушающая активность в 2–3 раза ниже, чем, например, у *Stereum hirsutum* или *Trametes ochracea*. По данным Н.В. Череминой [1995а, б], интенсивность метаболизма гриба в разных зонально-географических условиях изменяется от средней до высокой, исследователь относит его к среднеустойчивым термотолерантным активным грибам Западной Сибири. В.А. Мухин [1993] указывает вид в числе грибов, не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста 6–10 °С; но на основании широтно-зонального распространения в регионе вид отнесен им к наиболее типичным эврибионтам. Доля вида на березе в целом по региону одна из самых высоких — около 4 %, она уменьшается в середине широтно-зонального диапазона (до 0,84 % в средней тайге) и сильно (до 12 %) возрастает в лесотундре, где вблизи газопромыслов достигает 30 %, а на окраинах городов и поселков (г. Лабитнанги) — 40 %. В плакорных редколесьях береза часто заражается грибом через раны, нанесенные дятлами весной для добычи сока. На сырых вырубках в окрестностях Тюмени доля вида на березе достигает 25 %, в целом же по городу — 5 %; он отмечен на шести лиственных породах, наиболее велика его доля на клене ясенелистом — 9 %, что позволяет усматривать изначально лесостепную природу вида.

Coriopsis trogii (Berk.) Domanski

Базидиомы однолетние или зимующие, распростерто-отогнутые до сидячих, шляпки до 5×9 см; гименофор трубчатый, поры крупные, 1–2 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Развивается на пнях и стволах многих лиственных пород, преимущественно осины и ивы. М.А. Бондарцева [2000] относит

гриб к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя. Циркумбореальный вид (Европа, Азия, включая Дальний Восток, Северная Америка); в России распространен во всех лесных регионах, на севере становится редким [Бондарцева, 1998; Ниємеля, 2001]. На березе встречается в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarден, 1987], Западной Европе [Creveld et al., 1983; Ryvarден, Gilbertson, 1993], Эстонии [Пармасто, 1955], европейской части России [Бондарцев, 1953]; на севере до Центрально-Лесного заповедника [Бондарцева, 1986]; в Южном Зауралье [Растения..., 2003], Западной Сибири [Мухин, 1993; Ставищенко, 2000б, 2002а; Ставищенко, Мухин, 2002], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. На территории Западно-Сибирской равнины гриб отмечен В.А. Мухиным [1993] повсюду, кроме лесотундры. В ходе настоящих исследований нетипичная форма гриба была найдена на иве (*Salix viminalis*) в тундровой зоне: в пойменных зарослях устья р. Мессояха (близ пос. Находка). На березе вид составляет менее 0,1 % и найден только в южной части региона; в лесостепной зоне его доля наибольшая — 0,3 %, в зоне средней тайги вид найден только на гари близ пос. Зайцева Речка. В условиях Тюмени численность гриба на березе местами (на сырых вырубках, близ водоемов в старых парках) может достигать 5 %; он произрастает еще на четырех лиственных породах, среди которых более обилен на тополе (19 %), осине (10 %), иве (2 %). Вероятно, изначально вид связан с южными семиаридными долинами.

***Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schröt.**

Полиморфный вид. Базидиомы однолетние или многолетние, сидячие, до 10×15 см; гименофор лабиринтовидный; гифальная система тримитическая. Растет на пнях, валеже и сухостое лиственных пород, главным образом ив; вызывает белую гниль. Циркумбореальный вид; в России распространен на большей части территории, особенно в долинах рек. В Евразии березе более свойственны *D. septentrionalis* и *D. tricolor*, рассматривавшиеся ранее в качестве внутривидовых форм данного вида. Хотя и до настоящего времени таксономический *Daedaleopsis confragosa*-комплекс не всегда дифференцируется, вероятно, *D. confragosa* s. str. на березе довольно обычен [Ryvarден, Gilbertson, 1993; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1992, 1998; Бондарцева, Уранчимэг, 1993; Мухин, 1993; Любарский, Васильева, 1975; Петров, 1991; Петров, Белова, 1999; Бондарцева и др., 2000; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2000; Барсукова, 2000; Спирин, 2002, 2003]. В Северной Америке, очевидно, также имеет место *Daedaleopsis confragosa*-комплекс, в частности, весьма вероятно циркумполярное распространение *D. septentrionalis* в его рамках, но точных сведений на этот счет не найдено. На березе указывается только полиморфный *D. confragosa* [Gilbertson, Ryvarден, 1986].

М.А. Бондарцева [2000] относит этот вид, как и всех представителей р. *Daedaleopsis*, к числу характерных для свежего валежника и пней. По данным лабораторных экспериментов Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979] с инокуляцией древесины, гриб является активным разрушителем древесины, несколько уступающим в этом плане *Trametes versicolor*, но настолько же превосходящим *Fomes fomentarius* и *Stereum hirsutum*; в некоторых искусственных средах активность гриба была одной из самых высоких. Напротив, по данным Х.Г. Ганбарова [1989], гриб относится к числу медленно растущих в культуре. В природном

эксперименте с закладкой образцов в почву гриб проявил средний уровень активности [Степанова, Мухин, 1979].

На территории Западно-Сибирской равнины *Daedaleopsis confragosa* встречается по всей области произрастания древесных, проникая далеко на север по пойменным ивнякам. Типичная форма этого вида иногда встречается и на березе, обычно на усохших стволах среднего размера в слабосомкнутых лесах. В целом по региону доля видов *Daedaleopsis confragosa*-комплекса (*D. confragosa* s. l.) на березе составляет около 6 %. Будучи наибольшей в лесостепной зоне (свыше 10 %), она постепенно снижается с продвижением на север, однако в северной тайге вновь отмечается некоторое ее увеличение, и вплоть до лесотундры *D. confragosa* s. l. остается довольно обычным (1,5 %), что указывает на его близость к гидротермическим эврибионтам.

В условиях Тюмени этот «макровид» найден на восьми лиственных породах, из которых наибольшую долю имеет на ивах (30 %) и приблизительно равные доли (8–10 %) — на черемухе, ольхе и березе. Несомненно, вид имеет пойменную природу.

Daedaleopsis confragosa (Bolton: Fr.) J. Schröt. f. ***bulliardii*** (Fr.) Ljub. — *Trametes bulliardii* Fr.

Шляпка половинчатая, часто охватывающая ствол или ветку. Пores округло-угловатые 1,5–2,5 на 1 мм, сначала цельнокрайние, затем разорванные. Встречается на Дальнем Востоке, преимущественно по берегам рек, на усыхающей и сухостойной ольхе, также на лещине, березах даурской, плосколистной, Шмидта [Любарский, Васильева, 1975]; на юге Урала отмечен на иве [Степанова-Картавенко, 1967]. Вероятно, бореальная гигрофильная форма.

Daedaleopsis confragosa (Bolton: Fr.) J. Schröt. f. ***rubescens*** (Alb. et Schwein.) Donk. — *Trametes rubescens* Alb. et Schwein.

Шляпка красновато-бурых оттенков, поры от округло-угловатых, удлинённых в радиальном направлении, 1–1,5 на 1 мм, до почти пластинчатых. В Европе сопутствует северным лесам [Бондарцева, 1998], на Дальнем Востоке — пойменным лесам и зарослям, произрастая преимущественно на ивах, реже на других лиственных породах, найден на березах даурской, каменной, плосколистной, Шмидта [Любарский, Васильева, 1975]; на Урале обычен по берегам рек на иве, ольхе и березе [Степанова-Картавенко, 1967].

Daedaleopsis septentrionalis (P. Karst.) Niemelä

Базидиомы однолетние, сидячие, диаметром до 5–7 см; гименофор пластинчатый; гифальная система тримитическая. Растет на сухостойных стволах и ветвях березы и других лиственных пород; вызывает белую гниль. Евразиатский бореальный вид, в России распространен преимущественно в восточных регионах, на западе встречается реже. Гриб характерен для березы, встречается на ней в Северной Европе и по всей умеренной зоне Азии [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцева, 1973; Лосицкая, 2000; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2000; Ставищенко, 2000а, б, 2002а, б; Ставищенко, Мухин, 2002; Спирин, 2003]. По данным И.В. Ставищенко [2000в], на Урале гриб достигает наибольшей численности на второй — третьей стадиях разложения ветровала березы. На территории Западной Сибири является наиболее многочисленным представителем *Daedaleopsis confragosa*-комплекса на березе, особенно на севере лесной зоны. В подтаежных

заболоченных молодняках вид составляет до 20–30 %. Гриб характерен для мелколесий, тонкомерного сухостоя, ветвей и вершин крупных валежных берез.

***Daedaleopsis tricolor* (Bull.: Fr.) Bondartsev et Singer**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 5×10 см; гименофор пластинчатый; гифальная система тримитическая. Растет на валежных стволиках и ветвях, иногда на пнях лиственных пород; гниль белая. Евроазиатский южно-бореальный вид; в России распространен от западных рубежей до Дальнего Востока. Очень характерен для березы в южной части лесной зоны Евразии [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Бондарцева, 1973, 1975, 1992, 1998; Любарский, Васильева, 1975; Михайлова, 1993; Петров, Белова, 1999; Лосицкая, 2000; Барсукова, 2000; Сафонов, 2000; Ставишенко, 2000а, б, 2002б; Ставишенко, Мухин, 2002; Спирин, 2002, 2003; Растения..., 2003; и др.]. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечается с первой по третью стадию разложения ветровала березы. Гриб отличается повышенной избирательностью к диаметру субстрата [Гордиенко, 1986], заселяя прежде всего ветви. На территории Западно-Сибирской равнины вид распространен преимущественно в южной ее части — подтайге и южной тайге, реже в лесостепи, в средней тайге — по долинам рек. И.В. Ставишенко [2002а] обнаружил гриб в заповедно-природном парке «Сибирские Увалы». Следует отметить, что наряду с типичной формой вида существует ряд форм, близких к *D. septentrionalis*, часто делающих проблематичной их дифференциацию, различия между ними стираются по мере продвижения на север. Численная и экологическая специфика в тандеме характерных для свежего сухостоя видов *D. tricolor* — *D. septentrionalis* на территории региона очень близка аналогичным показателям в тандеме вторичных сопряженных с ними грибов *Steccherinum murashkinskyi* — *S. ochraceum*. Кроме того, *Daedaleopsis tricolor* несколько чаще развивается на валежнике, чем на сухостое, а в условиях Тюмени очень характерен для посадок вяза гладкого.

***Datronia mollis* (Sommerf.: Fr.) Donk**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, до 2,5×7 см; гименофор трубчатый, поры часто неправильной формы, крупные, 1–2 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Развивается на пнях и валеже многих лиственных пород, изредка на хвойных; гниль белая.

Мультирегиональный вид; в России обычен во всех лесных регионах [Бондарцева, 1998]. В.А. Мухиным [1993] указывается в числе грибов, способных расти при наиболее низких температурах (0–5 °С). М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя. По данным Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], базидиомы появляются на мертвой древесине березы через 1–2 года после гибели дерева. И.В. Ставишенко [2000в] отмечает, что гриб развивается на второй стадии разложения ветровала березы. В Евразии гриб распространен на березе очень широко [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Бондарцева, 1998; Мухин, 1993; Стороженко, 2002; Спирин, 2003]. Вероятно, вид встречается на ней и в Северной Америке, поскольку указывается там как обычный на лиственных породах [Gilbertson, Ryvarden, 1986]. На территории Западно-Сибирской равнины отмечен В.А. Мухиным

[1993] по всему диапазону произрастания древесных. На березе вид распространен в диапазоне от лесостепи до северной тайги. В целом по региону его доля на ней составляет около 0,3 %; в зональном оптимуме, приходящемся на южную тайгу, — более 1 %, в старых приречных березняках, где гриб развивается на ветвях буреломных деревьев, — до 4–5 %. В северотаежной зоне гриб изредка встречается на березе в поймах, в некоторых населенных пунктах (в пос. Берёзово — до 5 %). В Тюмени вид найден на десяти лиственных породах, его доля на березе менее 1 %, наиболее высока она на вязе (12 %), где гриб развивается на усохших ветвях; из местных пород он обилен на черемухе (8 %), что показывает семиаридно-пойменную природу вида.

***Datronia stereoides* (Fr.) Ryvarden**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, 0,7×2,5 см; гименофор трубчатый; гифальная система тримитическая, поры мелкие, 4–6 на 1 мм. Растет на сухих ветвях лиственных пород, чаще всего на ивовых; гниль белая, гниение медленное.

Циркумбореальный вид, наиболее обычный в Северной Америке; в России распространен на всем протяжении лесной зоны, но встречается нечасто; на севере Европы редок [Ниемеля, 2001]. Береза является второстепенным субстратом для гриба; он указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], во многих районах Евразии [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцев, 1953; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Растения..., 2003; Бондарцева, 1998; Стороженко, 2002; Исаева, Берлина, 2002; Спирин, 2003].

На территории Западно-Сибирской равнины вид относится к числу редких [Мухин 1993]. Нам он неоднократно встречался по югу лесной зоны на иве в различных пойменных и плакорных биотопах [Арефьев, 2004a]. На березе отмечен в южнотаежной зоне в горелом смешанном лесу, примечательно, что на этом же участке вместе с ним на ветвях горелого валежника обнаружен *D. mollis*, а также *Stereum sanguinolentum*.

***Lenzites betulina* (L.: Fr.) Fr.**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, до 9×16 см; гименофор пластинчатый; гифальная система тримитическая. Растет на многих лиственных породах, обычно на березе, изредка на хвойных; гниль белая. Показатель антропогенного влияния, может развиваться как домовый гриб.

Мультирегиональный вид, более редкий в тропиках; в России обычен во всех лесных регионах [Бондарцева, 1998]. Для березы характерен на большей части ее ареала, вплоть до Узбекистана [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Бондарцева, 1973, 1975, 1986, 1992, 1998; Стороженко, 2002; Степанова-Картавенко, 1967; Михалёва, 1993; Петров, 1991; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Балтаева, 1993; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Исаева, Берлина, 2002; Спирин, 2002, 2003]. Гриб относится к числу характерных для крупномерного свежего валежника [Бондарцева, 2000] и наиболее активных разрушителей заболонной древесины березы [Henningsson, 1965]. Скорость роста в культуре оценивается неоднозначно; растет при сравнительно высоких температурах, до 36 °С, оптимум 30 °С; примечательна способность развиваться в насыщенной влагой древесине, объем воздуха в которой не превышает 5 %, что, в частности, позволяет гри-

бу заселять свежесрубленную древесину [Рипачек, 1967; Ганбаров, 1989]. В этом плане показательна его высокая ценотическая сопряженность с пионерным гигрофильным *Chondrostereum purpureum*. По данным А. Рунге [Runge, 1969, 1975], *Lenzites betulina* характерен для оптимальной фазы разложения древесины. И.В. Ставишенко [2000в] отмечает, что он достигает наибольшей численности на второй, сохраняясь до третьей стадии разложения ветровала березы; она относит его к термофильным мезофилам. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе грибов, не способных расти при низких температурах (минимум роста от 6 до 10 °С); на территории Западно-Сибирской равнины отмечен им повсюду, за исключением лесотундровой зоны. Нами на березе вид отмечен в широтно-зональном диапазоне от лесостепи до северной тайги, на севере своего естественного ареала встречается в основном на горячих и в населенных пунктах; на привозных лесоматериалах фиксируется вплоть до типичных тундр [Арефьев, 2002д, 2003г]. В целом по региону доля вида на березе составляет более 1,3 %, в зональном оптимуме, приходящемся на подтайгу и южную тайгу, она вдвое выше, на вырубках в травяно-болотных березниках под Тюменью достигает 27 %. В городских насаждениях она составляет 3 %, на других породах — осине, кизильнике блестящем, сирени венгерской — менее 1 %.

***Poronidulus conchifer* (Schwein.: Fr.) Murrill**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, шляпки тонкие, диаметром до 4×5 см; гименофор трубчатый, поры 2–3(4) на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на мертвых ветвях лиственных пород, чаще на вязе; вызывает белую гниль. Распространен на Дальнем Востоке (Россия, Китай, Япония) и в Северной Америке, где иногда встречается и на березе [Бондарцев, 1961; Gilbertson, Ryvarden, 1987; Бондарцева, 1998].

***Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, до 8×11 см; гименофор трубчатый, поры 2–3 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на мертвой древесине — стволах, пнях, ветвях — лиственных пород, чаще на березе, изредка на хвойных; вызывает белую гниль, неглубоко проникающую в древесину. Мультирегиональный вид, встречающийся повсеместно, но необильно, в тропиках — редко; в России распространен от европейской части до Дальнего Востока [Бондарцева, 1998]. Н.Т. Степанова [1969] относит его к числу широко распространенных, обычных на Урале грибов. На территории Западно-Сибирской равнины, по данным В.А. Мухина [1993], гриб встречается преимущественно в ее северной части и рассматривается в качестве бореально-гипоарктического вида, редкого в ненарушенных лесах, что дало основание включить его в Красную книгу Ямало-Ненецкого автономного округа [1997]. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечается на второй — третьей стадиях разложения ветровала березы; она относит его к термофильным мезофилам, характерным для южнотаежной подзоны. Интенсивность метаболизма гриба в искусственных средах неодинакова, но в целом невелика [Степанова, Мухин, 1979].

Береза является трофическим преферендумом *P. cinnabarinus* на большей части ее ареала, главным образом на горячих в условиях достаточного увлажнения [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцев, 1953; Парма-

сто, 1955; Бондарцева, 1975, 1992, 1998; Бондарцева, Свищ, 1993; Бондарцева, Уранчимэг, 1993; Бондарцева и др., 2000; Фрейндлинг, 1949; Лосицкая, 2002; Ниємеля, 2001; Ставищенко, 2000а; Спирин, 2002, 2003; Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993; Петров, 1991; Любарский, Васильева, 1975; Михалёва, 1993]. В ходе настоящих исследований вид отмечен в диапазоне от лесотундры до средней тайги Западной Сибири, единично в подтаежной зоне. Его доля на березе в целом невелика (0,07 %), по северной тайге и гипоарктическим редколесьям она составляет 0,2–0,3 %, на открытых гарях в этих зонах — до 5 % (например, в районе оз. Нумто). Гриб проявляет высокую ценотическую сопряженность с *Gloeophyllum sepiarium*.

***Trametes cervina* (Schwein.) Bres.**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб до 3 см; гименофор обычно лабиринтовидный до зубчато-рассеченного; гифальная система димитическая. Растет на мертвой древесине многих лиственных пород, особенно часто на дубе, буке, редко на хвойных (лиственница, сосна); гниль белая. Распространен на юго-востоке Европы, в Азии, Северной Америке. В России — на юге европейской части, на Урале, в Сибири, на Алтае, Дальнем Востоке [Бондарцева, 1998]. На территории Западно-Сибирской равнины, по данным В.А. Мухина [1993], гриб относится к числу широко распространенных, но редких видов и рассматривается им среди возможных неморальных реликтов региона, проникших в атлантический период голоцена; к неморальным реликтам Якутии этот вид относит Э.Х. Пармасто [Parmasto, 1977]. Гриб характеризуется как активный дереворазрушитель [Бондарцев, 1953]; в культуре — быстрорастущий [Ганбаров, 1989], термотолерантный, способен развиваться при 40 °С.

Вид довольно характерен для березы, отмечен на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], на юге Западной Европы [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в южных районах европейской части бывшего СССР [Бондарцев, 1953] до юга Карелии [Крутов, 1992], в Западной Сибири [Мухин, 1993], Якутии [Parmasto, 1977; Михайлова, 1993], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975]. В ходе наших исследований вид отмечен по всему диапазону произрастания древесных, за исключением лесостепной зоны. На березе его доля в целом по региону составляет 0,05 %, она уменьшается в средней части диапазона и увеличивается в подтаежной зоне и лесотундре, достигая 0,13 %. Почти две трети находок вида сделаны на древесине березы, пораженной стволовым паразитом *Inonotus obliquus*. Таковы, например, самые северные находки вида в заполярных пойменных лесах рек Сасатки и Арка-таб-яха на Тазовском полуострове. Другим свойственным виду местообитанием являются горельники, доля вида в горелом травяно-болотном березняке под Тюменью достигла 5 %. Встречается гриб и на порубочных березовых пнях. В городских насаждениях кроме березы он отмечен на осине, в посадках дуба (по 1 %), но наибольшей его доля была на бархате амурском (4 %). На севере региона вид растет также на лиственнице (поврежденной огнем), что характерно для него и в Якутии [Parmasto, 1977]. Вид проявляет наибольшую ценотическую сопряженность не с неморальными грибами, а с обычными для региона гидротермическими эврибионтами *Inonotus obliquus*, *Gloeoporus dichrous* и некоторыми другими, примечательна его сопряженность с *Trametes ljubarskyi*. Таким образом, *T. cervina*, возмож-

но, связан своим происхождением с лиственничными лесами и давно адаптировался к существованию в широком диапазоне условий умеренной зоны, но к настоящему времени достигает значительной численности только в наиболее благоприятных условиях.

***Trametes gibbosa* (Pers.: Fr) Fr.**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 12×15 см; гименофор трубчатый, с прямоугольными радиально вытянутыми порами; гифальная система тримитическая. Растет на сухостойных стволах, крупном валеже и пнях лиственных пород, чаще всего на грабе и буке, реже на осине, тополе и др.; гниль белая, гниение активное. Распространен в Южной и Центральной Европе, в Азии (в зоне произрастания широколиственных пород и тополей); в России — в европейской части, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке [Бондарцева, 1998]. На березе встречается в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в европейской части России [Бондарцев, 1953], в Оренбургской области [Сафонов, 2002], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], в Западной Сибири [Мухин, 1993], в Иркутской области [Бондарцева, 1975], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975], в Узбекистане [Балтаева, 1993]. Х.Г. Ганбаров [1989] относит гриб к числу медленно растущих в культуре. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе грибов, не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста от 6 до 10 °С. На территории Западно-Сибирской равнины этот автор указывает вид в диапазоне от лесостепи до средней тайги, где он встречается преимущественно на осине. По нашим данным, на березе распространение гриба на север не простирается далее южно-таежной зоны, где его доля на этом субстрате наиболее велика (1,3 %, а в старых распадающихся березняках, где вид осваивает крупномерный бурелом, до 7 %); с продвижением на юг доля гриба снижается до 0,5 % в лесостепи. В Тюмени она составляет около 1 %, в старых парках (например, им. Оловянникова) — до 10 %, вид в городе отмечен на пяти лиственных породах, из которых чаще всего встречается на тополе (7 %), относительно высока его доля и на клене (2 %). Очевидно, источником вида являются долины рек юга умеренной зоны, в частности их тополевые леса.

***Trametes hirsuta* (Wulfen: Fr.) Pilát**

Этот вид наряду с *Trametes versicolor*, *T. pubescens*, *T. ochracea*, *T. tephroleuca* входит в слабо дифференцированный таксономический блок р. *Trametes*, в котором типичные формы соединены более или менее непрерывными рядами промежуточных вариаций. Судя по всему, указанные грибы отличаются высоким штаммовым полиморфизмом [Ильина и др., 2009]. Данный вид особенно близок, с одной стороны, к *T. versicolor* — *T. pubescens*, с другой — к *T. tephroleuca*. Базидиомы *T. hirsuta* жестковолосистые, однолетние или зимующие, сидячие, до 5×10 см; гименофор трубчатый, поры 2–4 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Развивается на пнях, валеже и обработанной древесине лиственных пород, изредка на хвойных; гниль белая. Имеет циркумполярное распространение, в России встречается в европейской части, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке. Показатель антропогенного воздействия на природную среду [Бондарцева, 1998]. Вид характеризуется как сапрофитный, способный к паразитизму на ослабленных деревьях [Рипачек, 1967], относится к наиболее актив-

ным разрушителям заболонной древесины березы [Henningsson, 1965]. По данным Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], базидиомы вырастают на мертвой древесине березы через 1–2 года. И.В. Ставищенко [2000в] отмечает, что гриб появляется на первой стадии разложения ветровала березы, достигает наибольшей численности на второй, сохраняясь до третьей; на ветровале ели гриб отмечен на второй стадии. На березовой шпалере, используемой в виноградниках, гриб появляется на следующий год после ее установки, осуществляя стадию наиболее активного разрушения древесины [Зарудная, Минкевич, 1986]. По данным В. Рипачека [1967], оптимальная температура роста гриба на сусло-агаре сравнительно высока — 29 °С, максимальная — 35 °С. По сравнению с чешскими образцами культуры гриба, отобранные в субтропических районах Азербайджана, способны расти при более высокой температуре — до 40 °С, но в целом скорость их роста ниже [Ганбаров, 1989]. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе способных расти при наиболее низких температурах (0–5 °С).

Гриб встречается на березе по всему ее ареалу, перекрывая его как в долготном, так и в широтном направлении — от северной границы распространения лесов до субтропического Закавказья [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Любарский, Васильева, 1975; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Степанова-Картавенко, 1967; Бондарцева, 1973, 1975, 1998; Зарудная, Минкевич, 1986; Ганбаров, 1989; Михалёва, 1993; Мухин, 1993; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Ставищенко, 2000а; Исаева, Берлина, 2002; Стороженко, 2002; и др.]. На территории Западно-Сибирской равнины вид также охватывает всю область распространения березы, однако типичная его форма отмечается на ней нечасто, составляя в целом менее 0,1 % ксиломикокомплекса. Примечательно, что чаще всего гриб встречается на березе в южнотаежной зоне (0,23 %), приходящейся на гидротермический оптимум региона. Севернее, вплоть до лесотундры, вид отмечается на порядок реже и очень нерегулярно, главным образом в антропогенных местообитаниях. В припоселковых липняках Тарманского озерно-лесо-болотного комплекса на территории Тюменского района доля вида на березе может достигать 3 %. В Тюмени она составляет менее 1 %, вид в городе отмечен на шести лиственных породах, при этом его доля на липе и черемухе достигает 4–5 %. В естественных условиях юга региона гриб также представлен преимущественно на этих породах, реже на ольхе и осине, распространяясь далеко на север по пойменным черемуховым зарослям. Это характеризует *Trametes hirsuta* как скорее кустарниковый, веточный, чем стволовой, гриб; являясь гидротермическим эврибионтом, он сохраняет черты термо- и ксеротолерантного вида, изначально связанного с южными семиаридными лесами и поймами.

Trametes ljubarskyi Pilát

Базидиомы однолетние, сидячие, до 6×10 см; гименофор трубчатый, поры толстостенные, 3 на 1 мм; гифальная система тримитическая; гниль белая. Растет на мертвой древесине, изредка на живых стволах лиственных пород, чаще на осине, изредка на хвойных. Характеризуется как термофильный вид [Tortić, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994]. Распространен в средиземноморских странах Европы, в Азии, в России — в европейской части (в частности в Южном Предуралье), в Западной Сибири, на юге Дальнего Востока [Бондарцева, 1998]. На

территории Западно-Сибирской равнины вид был найден В.А. Мухиным [1993] на ели, осине и березе в северной, средней и южной тайге и рассматривался им в качестве возможного реликта третичных хвойно-широколиственных лесов. Позднее, в ходе настоящих исследований, сделано еще десять находок вида. Он дважды отмечался в лесостепной зоне в островном массиве леса, окруженном оз. Таволжан (на осине), в остальных случаях был обнаружен в Тюмени и ее окрестностях преимущественно на ивовых (*Salix pentandra*, *Populus balsamifera*, *P. tremula*), а также на березе — на валежнике во влажном редкостойном лесу и на порубочном пне на территории старого городского кладбища [Арефьев, 1997в; Тюмень..., 2002]. Таким образом, пока гриб найден на березе только в Западной Сибири. Он может рассматриваться на ней как раневый вид, тяготеющий к достаточно увлажненным прогреваемым антропогенным местообитаниям.

***Trametes ochracea* (Pers.) Gilbertson et Ryvarden**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие или распростерто-отогнутые, до 4×7 см; гименофор трубчатый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на многих лиственных породах, часто на обработанной древесине, как домовый или складской гриб, изредка на хвойных; гниль белая. Циркумглобальный вид, распространенный во всех лесных регионах России, в безлесных районах арктического побережья может быть найден на лесоматериалах и плавнике [Mukhin, 2000; Mukhin, Kotiranta, 2001; Арефьев, 2002г, д]. В южных районах (Закавказье) встречается значительно реже, чем близкие ему *T. versicolor* и *T. hirsuta* [Ганбаров, 1989]. Температурный оптимум роста *T. ochracea* составляет 22–25 °С, максимум — до 40 °С [Адо, 1955; Гашкова, 1969], он указывается в числе грибов, способных расти при наиболее низких температурах (0–5 °С) [Мухин, 1993]. По данным И.В. Ставишенко [2000в], гриб появляется и достигает наибольшей численности на второй стадии разложения ветровала березы, сохраняясь до четвертой; на ветровале ели гриб отмечен ею на второй стадии.

Очень характерный для березы вид, хотя его трофическим преферендумом, очевидно, является осина. На березе он указывается практически по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Степанова-Картавенко, 1967; Бондарцева, 1973, 1975, 1986, 1992, 1998; Михайлова, 1993; Мухин, 1993; Лосицкая, 1999; Петров, Белова, 1999; Бондарцева и др., 2000; Петров, 1991; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2002; и др.], в том числе и в Западной Сибири [Мухин, 1993]. Из-за проблемы разграничения непрерывного вариационного ряда переходных форм между *T. ochracea* и *T. versicolor* при количественных исследованиях эти виды учитывались в рамках одного таксономического комплекса. Его доля на березе в целом по региону составляет около 6 %, колеблясь в разных широтно-зональных условиях от 3 до 9 %. В механически нарушенных лесах она может достигать 25–30 %, на вырубках, например, под Тюменью — 40 %, такой же показатель был зафиксирован на привозной древесине у пос. Мыс Каменный в зоне типичных тундр. В условиях Тюмени данный комплекс видов составил на березе 10 %, в городе он был найден на 20 лиственных породах и на сосне. Наибольшей его доля была на интродуцированных представителях розоцветных — яб-

лоне (42 %) и кизильнике (35 %), из местных пород — на черемухе и осине (15–17 %). По наблюдениям, на большинстве пород кроме осины явно преобладали формы, близкие к *T. versicolor*. На березе *T. versicolor* и *T. ochracea* представлены приблизительно одинаково, но первый вид несколько характернее для наиболее трансформированных местообитаний, в частности для гарей, открытых вырубок; он чаще развивается на мелких древесных фрагментах, на тонких ветвях и дольше сохраняется в ходе разложения субстрата.

***Trametes pubescens* (Schumach.: Fr.) Pilát**

Базидиомы однолетние, недолговечные, сидячие, до 7×10 см; гименофор трубчатый, поры извилистые, 2–3(4) на 1 мм; гифальная система тримитическая; гниль белая, активная. Растет на отмерших стволах, пнях и ветвях многих лиственных пород. Мультирегиональный вид, в России распространен во всех лесных регионах. На березе указывается практически по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Степанова-Картавенко, 1967; Бондарцева, 1973, 1975, 1986, 1992, 1998; Михалёва, 1993; Мухин, 1993; Любарский, Васильева, 1975; Барсукова, 2000; Стороженко, 2002; Исаева, Берлина, 2002; и др.].

По данным И.В. Ставишенко [2000в], гриб отмечается на второй — третьей стадиях разложения ветровала березы. Согласно исследованиям Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], активность гриба в разных искусственных средах не одинакова и в целом одна из самых высоких. По данным Х.Г. Ганбарова [1989], скорость роста азербайджанских образцов гриба в культуре средняя, они способны развиваться при высоких температурах до 40 °С. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе грибов, имеющих средний температурный минимум роста (от 6 до 10 °С).

На территории Западно-Сибирской равнины вид отмечен этим автором по всему широтно-зональному диапазону, вплоть до плакорных лесотундровых редколесий. Судя по распространению на березе, на которой вид в целом по региону составляет 0,24 %, в лесотундровой зоне доля его наиболее велика (0,67 %), относительно высока она и в северной части лесной зоны по сравнению с южной. В заполярных пойменных лесах р. Арка-таб-яха на Тазовском полуострове доля вида на березе достигает 6 %, в трансформированном колючном массиве у д. Рагозино в лесостепном Приишимье — 3 %, обычно же она не превышает 1–2 %, при этом гриб чаще встречается в горельниках на небольших усохших стволах или на ветвях кроны упавших деревьев. На ветвях крупного бурелома вид иногда встречается и в девственных или слабонарушенных лесах, он регулярно отмечался на поврежденной березовой древесине по сейсмопрофилям в бассейне р. Таз на востоке региона.

На засушливом юге региона, в Северном Казахстане гриб чаще встречается на крупных, затронутых низовыми пожарами пнях, отличающихся сравнительно стабильным влажностным режимом. В условиях Тюмени доля вида на березе менее 1 %, в городе он найден на пяти породах, при этом наибольшая доля гриба (до 2 %) отмечена на местных черемухе и ольхе. Вид близок к некоторым формам *Trametes ochracea*, а также к *T. hirsuta* и особенно к недавно описанному *T. velutina* [Ниемеля, 2001], однако их дифференциация в природе обычно вполне возможна.

***Trametes suaveolens* (L.: Fr.) Fr.**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, до 10×15 см; гименофор трубчатый, поры 1–2 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на живых и мертвых стволах ив, изредка на других лиственных, обычно в поймах. Циркумглобальный вид; в России распространен на большей части территории. Для березы не характерен, изредка встречается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], Эстонии [Пармасто, 1955], Западной Сибири [Арефьев, 2000a], на Дальнем Востоке (на березе каменной) [Пармасто, 1963; Любарский, Васильева, 1975]. На территории Западно-Сибирской равнины В.А. Мухиным [1993] вид отмечен в диапазоне от южной тайги до лесотундры, однако в пойме р. Тура гриб обычен и в подтаежной зоне, в менее развитых поймах правых притоков Тобола (Нерда, Тап, Юрга) он редок, отмечен там на черемухе [Арефьев, 2004a]. На лесоматериалах из осины, открыто хранящихся более 10 лет, вид отмечен в зоне типичных тундр (в 30 км севернее пос. Мыс Каменный) [Арефьев, 2002г, д], на толстой осиновой чурке он найден также в Нижневартовске. В Тюмени доля вида на ивах составляет 2 %, единично он отмечен на сломленной ветви осины и на порубочном пне березы в травяно-болотном лесу. Хотя гриб и способен проникать далеко на север, вероятно, он связан с южными поймами. Так, в Финляндии [Ниемеля, 2001] гриб рассматривается как южный, исключительно редкий, не был он отмечен нами и в бассейнах рек Надым, Пур и Таз [Arefyev, 1998; Арефьев, Елистратова, 2004]. География находок вида на березе также может свидетельствовать о его южном происхождении.

***Trametes tephroleuca* Berk.**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, треугольные в сечении, шляпки 5×9 см; гименофор трубчатый, с крупными, неглубокими (чашевидными), неправильной формы, иногда вытянутыми порами, 1–1,5 на 1 мм; гифальная система тримитическая; гниль белая. Растет на древесине лиственных пород (в частности, вишня, орех, яблоня). Распространен в Центральной и Южной Азии [Бондарцева, 1998], в России очень редок (Курганская, Иркутская области). На березе отмечен в Южном Зауралье в лесостепном колочном лесу [Степанова-Картавенко, 1967]. В окрестностях Алма-Аты на березе описан *Coriolus favoliporus* Pilát, который может рассматриваться как промежуточная форма между *Trametes tephroleuca* и *T. hirsuta* [Бондарцев, 1953].

***Trametes velutina* (Fr.) G. Cunn.**

Базидиомы однолетние; шляпки мелкие, тонкие, часто с зауженным основанием, до розетковидных; гименофор трубчатый с мелкими порами по 3–5 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на ветвях и стволиках лиственных пород, часто на кустарниках; вызывает белую гниль. Распространен в Европе [Ниемеля, 2001], в ходе настоящих исследований найден в подтаежной зоне Западной Сибири (долина р. Тап, притока Тобола) на ветви черемухи. Весьма вероятно обитание на березе, характерное для всех бореальных представителей р. *Trametes*. Очевидно, гигрофильный вид, осуществляющий оптимальные стадии разложения древесины. Физиономически напоминает *T. pubescens*.

***Trametes versicolor* (L.: Fr.) Pilát**

Базидиомы однолетние, сидячие или в розетках, до 6×8 см; гименофор трубчатый до зубчато-рассеченного; гифальная система тримитическая; гниль белая. Развивается на древесине многих лиственных пород, часто на пнях, на обработанной древесине, как складской и домовый гриб; изредка встречается на хвойных (сосна, ель). Циркумглобальный вид, в России распространен во всех лесных регионах, на арктических побережьях встречается на лесоматериалах и плавнике [Арефьев, 2002г, д]. Характерен для антропогенных территорий [Юпина, 1987; Брызгалов, 1995; Арефьев, 1997в; и др.]. В. Рипачек [1967] указывает его в качестве паразита фруктовых деревьев. Гриб характерен для оптимальной фазы разложения древесины [Runge, 1969, 1975]. По данным И.В. Ставищенко [2000в], он появляется и достигает наибольшей численности на второй стадии разложения ветровала березы, сохраняясь до четвертой стадии. Исследования Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979] свидетельствуют о том, что гриб проявляет в целом высокую, хотя и не одинаковую активность на различных искусственных средах, а также в природном эксперименте с закладкой образцов в почву. По данным Х.Г. Ганбарова [1989], скорость роста образцов закавказской популяции в культуре оценивается как средняя. В. Рипачек [1967] отмечает, что чешские образцы отличаются высокой скоростью роста в культуре, способны развиваться в широком диапазоне температур с максимумом до 34 °С при относительно невысоком температурном оптимуме в 26 °С. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе грибов, способных расти при наиболее низких температурах (0–5 °С).

Часто встречающийся на березе гриб, указываемый на ней практически по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1973, 1975, 1998; Бондарцева, Уранчимэг, 1993; Степанова-Картавенко, 1967; Петров, 1991; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Бондарцева и др., 2000; Стороженко, 2002; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2002; Михалёва, 1993; и др.]. Существует широкий непрерывный ряд переходных форм между *Trametes versicolor* и *T. ochracea*. Поскольку определить грань между ними при массовом количественном учете в природе без специального статистического исследования весьма проблематично, грибы рассматривались как один полиморфный вид, в котором физиономическая близость свидетельствует и о значительной экологической близости. Все полученные таким образом количественные характеристики приведены выше в описании *T. ochracea*, там же отмечены различия в экологии этих грибов.

Fomitaceae***Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr.**

Базидиомы многолетние, сидячие, диаметром 40 см и более; гименофор трубчатый, слоистый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Развивается на древесине березы, осины, бука, реже других лиственных пород; вызывает широко распространяющуюся белую гниль. Мультирегиональный вид, обычный во всех лесных регионах России и наиболее характерный для березы. Указывается на ней по всему ареалу, за исключением северных анклавов — Гренландии, Исландии и внедряющихся в тундровую зону островных

пойменных лесов Евразии [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Knudsen et al., 1993; Parmasto, 1977; Мухин, 1993; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Бондарцева, 1973, 1986, 1992, 1998; и др.]. По исследованиям Л.Г. Михалёвой [2009], не найден на березе каменной в Якутии.

Многими европейскими микологами [Рипачек, 1967; Arctic and Alpine mycology, 1996; и др.] гриб традиционно рассматривается в качестве паразита, сохраняющегося после гибели дерева; российские специалисты характеризуют его как сапроторфный вид, иногда встречающийся на поврежденных и усыхающих живых деревьях, в частности на многих видах берез [Любарский, Васильева, 1975]. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев, сухостоя, крупномерного свежего и частично разрушенного валежника, пней. Он принадлежит к числу наиболее активных разрушителей древесины березы, особенно заболонной [Henningsson, 1965; Любарский, Васильева, 1975]. В Центральной Европе гриб развивается на ней в течение первых 5 лет активного разложения [Lange, 1992], в Западной Сибири встречаются базидиомы 10-летнего и, судя по всему, более старшего возраста. На Урале гриб появляется на второй [Гордиенко, 1979] стадии разложения ветровала березы, доминирует на второй — третьей стадиях, сохраняясь до пятой [Ставишенко, 2000a]. По данным В. Рипачека [1967], скорость его роста на сусло-агаре довольно высока, оптимальная температура роста оценивается средним уровнем (27 °C), максимальная составляет 34 °C. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе грибов, имеющих средний температурный минимум роста от 6 до 10 °C. По данным Х.Г. Ганбарова [1989], гриб относится к числу самых медленно-растущих в культуре. Исследования Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979] указывают на то, что активность гриба, протестированная в ряде искусственных сред, неодинакова и в целом может быть оценена как средняя, так же оценивается активность гриба в природном эксперименте с закладкой образцов в почву. По данным Н.В. Череминной [1995a, б], интенсивность метаболизма гриба средняя, она относит его к среднеустойчивым к сухости. Вид весьма устойчив к техногенным нарушениям среды [Брызгалов, 1995; Брындина, 1998; Исаева, Берлина, 2002].

На территории Западно-Сибирской равнины вид распространен на листовенных повсюду, за исключением самых северных лесных массивов Ямала [Мухин, 1993] и внутренних частей Тазовского полуострова. На березе его доля в учетах наибольшая и в целом по региону составляет около 30 %. При этом она наиболее высока в среднетаежной зоне (около 40 %), в лесотундре падает в среднем до 10 % (максимальная доля 22 %), но уже в зоне гипоарктических редколесий вновь становится высокой (на отдельных участках до 40 %). На привозных лесоматериалах в зоне типичных тундр (пос. Мыс Каменный) доля вида составила 8 %, базидиомы были нормально развиты, имели возраст около 10 лет. В наиболее производительных лесах он отмечается практически на всех заселенных грибами субстратах, но его доля в учете снижается в силу возрастания видовой насыщенности микоценозеек, когда на одном крупном буреломном стволе в южнотаежной зоне может насчитываться до 20 видов грибов. В южной тайге гриб отмечен и на хвойных (кедр). В условиях Тюмени вид найден на девяти породах, на березе и тополе его доля в городе достигает 30 %, на

кустарниковых породах редок. Гриб наиболее характерен для сухостоя и производного от него валежника, разрушая большую часть их стволовой древесины, но обычен и на раневых субстратах, он развивается в их неповрежденных частях, а иногда и в области повреждений.

FOMITOPSIDALES

Phaeolaceae

Laetiporus sulphureus (Bull.: Fr.) Murrill

Базидиомы однолетние, сидячие или кустистые, диаметром до 40 см; гименофор трубчатый, поры 2–4 на 1 мм; гифальная система димитическая. В качестве стволового паразита поражает различные хвойные и лиственные породы: в Европе преимущественно дуб, в Сибири лиственницу и ветлу, в Средней Азии тополь, в Закавказье железное дерево, на Дальнем Востоке орех маньчжурский [Бондарцева, 1998]. (Возможна дифференциация трофических форм в качестве видов.) Вызывает центральную бурую гниль, обычно в нижней части ствола, в области ожогов и механических повреждений. После гибели пораженного дерева способен сохраняться на гнилой древесине до третьей стадии разложения в течение 20–30 лет, образуя базидиомы [Стороженко, 2000б]. Отмечен на лесоскладах на предварительно зараженной древесине [Демидова, 1963].

Мультирегиональный вид, в России распространен на всем протяжении лесной зоны, редко встречаясь в ее северной части. По мнению К.Е. Мурашкинского [1939], в Сибири гриб является горно-таежным плейстоценовым реликтом, адаптировавшимся к условиям современной эпохи. В этом же качестве он рассматривается В.А. Мухиным [1993]. На территории Западно-Сибирской равнины *L. sulphureus* отмечается от подтайги на юге (на ивах) до северной части Белогорского материка и Верхне-Тазовского заповедника (на лиственнице) [Пармасто, 1967; Мухин, 1993; Современное состояние..., 1995; Арефьев, 2000а]. В качестве редкого вида включен в Красные книги ЯНАО [1997], ХМАО [2003], Тюменской области [2004]. В горных лесах смежных районов Верхнего Приобья и Урала гриб обычен, ареал достигает Полярного Урала [Степанова-Картавенко, 1967; Жуков, 1978, 1985а, б].

На березе встречается в европейской части России [Бондарцев, 1953; Стороженко, 2002], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], на Дальнем Востоке (на березах Шмидта, желтой, каменной) [Любарский, Васильева, 1975], более обычен на березе Эрмана на Камчатке [Kotiranta, Mukhin, 1998]. В виноградниках Северного Кавказа отмечен на березовой шпалере [Зарудная, Минкевич, 1986], причем базидиомы появляются на второй год после ее установки, на стадии активного разрушения древесины. В Западной Европе и Северной Америке на березе не указывается, но, вероятно, встречается на ней, поскольку характеризуется как обитающий на многих лиственных породах вид [Gilbertson, Ryvar den, 1986; Ryvar den, Gilbertson, 1993].

Oligoporus balsameus (Peck) Gilbertson et Ryvar den

Базидиомы однолетние, одиночные или черепитчатые, от распростерто-отогнутых до суженных в основании, отгиб шляпки до 4 см; гименофор трубчатый с мелкими извилистыми порами, 4–6 на 1 мм; гифальная система

мономитическая. Характеризуется как разрушитель преимущественно лиственной [Ниемеля, 2001] или преимущественно хвойной [Бондарцева, 1998] древесины — как живых, так и сухостойных стволов и пней, растет на отмерших базидиомах трутовиков (*Fomitopsis rosea*); вызывает бурую гниль. Относительно редкий, но широко распространенный в Северном полушарии бореальный вид. В России известен на большей части лесной зоны от Краснодарского края и Ленинградской области до Дальнего Востока, в том числе на Урале, в Омской, Томской, Новосибирской областях [Бондарцева, 1998], но на обширной территории Тюменской области не найден. На березе *Oligoporus balsameus* указывается только в Нижегородской области [Spirin, Zmitrovich, 2003], однако, можно предположить, что он широко распространен на ней и в других регионах.

***Oligoporus floriformis* (Quél.) Bondartsev et Singer**

Базидиомы однолетние в виде розеток с зачаточной ножкой, диаметром до 4 см; гименофор трубчатый, поры мелкие, 5–6(7) на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на гнилых пнях, валеже, корнях и иглах хвойных пород, реже на лиственных; отмечается на обработанной древесине; вызывает бурую гниль. Циркумбореальный вид, встречающийся во многих районах, включая тропики, но повсюду редок. В России распространен от Мурманской и Ленинградской областей до Камчатки и Курильских островов [Бондарцева, 1998]. В Скандинавии характеризуется как южный вид [Ниемеля, 2001]. Отмечен на березе в Центральном-Лесном заповеднике [Бондарцева, 1986], в среднетаежной зоне Западной Сибири [Мухин, 1993]; возможно, встречается в этом качестве на более обширной территории с указанием «на лиственных». Нами отмечен в долине Иртыша (у д. Чембакчина, зона средней тайги) на гнилых корнях кедра, поврежденных при выпасе скота [Арефьев, 1990, 2001г].

***Oligoporusptychogaster* (F. Ludw.) Falck**

Базидиомы однолетние, со шляпками неправильной формы, до 4×2 см, развивающимися обычно вместе с несовершенной стадией; гименофор трубчатый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Развивается обычно на старых пнях ели и сосны, вызывая бурую гниль. Наиболее распространен в средней части Европы, редок в ее северной части [Бондарцева, 1998; Ниемеля, 2001], в последние годы найден в европейской части России [Спирин, 2003], в Западной Сибири [Мухин, 1993]. Известны находки вида на березе в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], на юге таежной зоны Западной Сибири [Мухин, 1993].

***Oligoporus sericeomollis* (Romell) Bondartseva**

Базидиомы однолетние, распростертые, до распростерто-отогнутых с узким отгибом; гименофор трубчатый, поры 3–5 на 1 мм; гифальная система мономитическая. В Евразии обычно обнаруживается на мертвой древесине хвойных пород, особенно на ели; в Северной Америке обычен на лиственных; гниль бурая. Циркумбореальный вид; в России распространен во всех лесных регионах до Камчатки; М.А. Бондарцевой [1992] и В.А. Спириным [2003] указывается как гигрофильный. Рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. Очень характерен для кедровых лесов на Урале [Картавенко, 1955; Степанова-Картавенко, 1967] и в Западной Сибири [Арефьев, 1987, 1990, 2001г, ж]. Развивается на нем в качестве эпифита на корке

в основании ствола растущих деревьев, через повреждения (обычно вследствие низовых пожаров) или вслед за корневой губкой проникает в центральную часть ствола и корни. Длительно сохраняется после гибели дерева вплоть до интеграции его в лесную подстилку, с которой вновь переходит на кору живых деревьев [Арефьев, 1989, 1991, 1993]. На территории Западно-Сибирской равнины распространен в южной части лесной зоны [Мухин, 1993], в Европе обычен на хвойных повсюду, особенно в северной ее части [Ниемея, 2001]. На березе указывается в европейской части России (Ленинградская область) [Бондарцева, 1964], в Западной Сибири [Мухин, 1993]; возможно, распространен на ней шире, но с указанием «на лиственных».

***Oligoporus stipticus* (Pers.: Fr.) Gilbertson et Ryvarden**

Базидиомы однолетние, сидячие или распростерто-отогнутые, до 7×9 см; гименофор трубчатый, поры 5–6 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Сухая ткань растирается в порошок. Растет на древесине многих хвойных, реже лиственных пород, на отмерших базидиомах трутовиков. Циркумполярный вид, широко распространенный в хвойных лесах и относительно неприхотливый к условиям обитания. В России в соответствующих условиях растет во всех лесных регионах, в европейской части обычен вплоть до севера лесной зоны [Бондарцева, 1998; Ниемея, 2001], в Западной Сибири встречается в зональном диапазоне от подтайги до средней тайги [Мухин, 1993]. Гриб является одним из ведущих возбудителей раневой гнили ели в Европе [Василиюскас, Стенлид, 2000], распространяясь по стволу на 5–7 м со скоростью 10–35 см в год [Pawsey, 1971; Soukup, 1985]. На березе отмечен в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], Сибири [Бондарцев, 1953; Ставищенко, 20026].

***Osteina obducta* (Berk.) Donk**

Базидиомы однолетние, обычно с боковой или центральной ножкой, диаметром до 8 см; гименофор трубчатый, поры 3–5(6) на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет на пнях, корнях, гнилых стволах лиственницы; вызывает бурую гниль. Циркумбореальный редкий вид, обитает преимущественно в северных и горных районах. В России в соответствующих местообитаниях отмечен на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке [Бондарцева, 1998], на территории Западно-Сибирской равнины найден в восточной части заповедника «Сибирские Увалы» [Ставищенко, 2002a]. Изредка встречается на березе в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994].

***Pilatoporus epileucinus* (Pilát) Kotlaba et Pozar**

Базидиомы однолетние, сидячие, шляпки до 10×6 см; гименофор трубчатый, поры неравновеликие, 2–4(5) на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на мертвой древесине лиственных пород; вызывает бурую гниль. Неморальный вид, распространенный в Северной Америке, на юге Европы, на Кавказе, в Южном Зауралье, на Дальнем Востоке [Бондарцева, 1998]. На березе указывается на юге европейской части бывшего СССР [Бондарцев, 1953], в Южном Зауралье [Степанова-Картавенко, 1967]. И.В. Змитрович и В.А. Спирин [Spirin, Zmitrovich, 2003] рассматривают образцы, собранные А.С. Бондарцевым [1953] в европейской части СССР (*Coriolus epileucus* Pilát) в качестве *Pilatoporus ibericus* (Melo et Ryvarden) Kotlaba et Pouzar. Очевидно, систематиче-

ское положение данного вида и близких к нему форм требует дальнейшего изучения. Физиономически вид имеет схожесть с раневыми грибами родов *Antrodia* и *Trametes*.

***Pilatoporus spraguei* (Berk. et M.A. Curtis) Kotlaba et Pozar**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, шляпки до $7,5 \times 9$ см; гименофор трубчатый, поры 3–6 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на мертвой древесине лиственных пород, прежде всего на каштане и дубе; гниль бурая. Неморальный вид, встречающийся на юге Западной Европы, в Японии, широко распространенный в Северной Америке. В России не найден. На березе отмечен только в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993].

***Postia alni* Niemelä et Vampola**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 3×1 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Растет на валежных стволах и ветвях многих лиственных (прежде всего на ольхе) и некоторых хвойных пород; вызывает бурую гниль. Циркумбореальный вид. В России известен в европейской ее части и Сибири, но, очевидно, распространен значительно шире. Как преимущественно южный вид, становящийся редким на севере Европы, описывает его и Т. Ниемеля [2001]. На территории Западно-Сибирской равнины указывается В.А. Мухиным [1993] под названием *Tyromyces subcaesius* David и рассматривается в качестве редкого вида, близкого к зонально-географическим эврибионтам, в своем распространении ограниченного средней тайгой, вызывающего белую гниль; позднее в пределах этой подзоны *Postia alni* был отмечен на осине И.В. Ставищенко [2002б].

На березе вид встречается в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в европейской части России (Нижегородская область) [Спирин, 2003], в Южном Зауралье [Растения..., 2003], в Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 2000б]. В ходе настоящих исследований данный гриб, вызывающий бурую гниль, найден на усохших ветвях растущей березы под Тюменью. Также на березе в среднетаежной (у пос. Салым на порубочном пне близ шоссе) и северотаежной зонах (на бескором пне на окраине г. Белоярский) были найдены экземпляры, морфологически соответствующие *P. alni*, но со сравнительно крупными базидиомами и белой коррозионной гнилью. Эти обстоятельства (тип гнили, обитание на порубочных березовых пнях, северный характер распространения) дают основания рассматривать последние две находки в качестве *Postia subcaesia* (David) comb. ined.

***Postia caesia* (Schrad.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, недолговечные, сидячие, мелкие — до 1×2 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Растет на отмершей древесине хвойных пород (обычно на ели), изредка на лиственных; вызывает бурую гниль. Мультирегиональный вид; в России встречается во всех лесных регионах. М.А. Бондарцева [2000] относит его к числу характерных для частично и сильно разрушенного валежника, а также пней. Р. Василяускас и Я. Стенлид [2000] указывают гриб в качестве одного из наиболее обычных возбудителей раневой гнили живых хвойных деревьев в Европе. На территории Западно-Сибирской равнины распространен в диапазоне от южной тайги до

лесотундры [Мухин, 1993], отсутствие гриба в более южных зонах региона может быть связано не только с его гигрофильностью [Бондарцева, 1992; Спирин, 2003], но и с отсутствием там основного субстрата — ели. На березе вид изредка встречается в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], Эстонии [Пармасто, 1955], Якутии [Михалёва, 1993]. Возможно, часть находок в действительности относится к близкому виду *P. alni*, характерному для лиственных. В ходе настоящих исследований *P. caesia* найден на березе на юге лесотундры в долине р. Ева-яха (бассейн р. Пур).

***Postia lactea* (Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 5×9 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая; вызывает бурую гниль. Этот вид, различаемый Т. Ниемеля [2001], очень близок к *P. tephroleuca*, и дифференциация данного комплекса требует дальнейшего изучения. Для *P. lactea*, случаи обнаружения которого зафиксированы пока только в Европе, характерно обитание на древесине лиственных пород. Исходя из этого можно предположить, что гриб встречается и на древесине березы.

***Postia hibernica* (Berk. et Broome) Jülich**

Базидиомы однолетние, распростертые или распростерто-отогнутые с небольшим отгибом, хрупкие; гименофор трубчатый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Развивается на гнилых стволах хвойных, реже лиственных пород; вызывает бурую гниль. Бореальный вид, широко распространенный в Северном полушарии, в частности в таежных лесах России, в Западной Сибири обитает в широтно-зональном диапазоне от подтайги до северной тайги [Мухин, 1993]. Т. Ниемеля [2001] считает гриб типичным для сухих северных лесов, В.А. Спирин [2003] рассматривает его в качестве гигрофила. Конкретных указаний обитания *P. hibernica* на березе не найдено. По данным В.А. Мухина [1993], в Западной Сибири вид встречается по всей области распространения хвойных, за исключением лесотундры. Согласно нашим наблюдениям, гриб наиболее обычен в средней тайге, особенно в антропогенных местообитаниях — на гнилых бревнах по лежневкам, старым вырубкам.

В плане координации вида показателен один из синонимов *P. hibernica* (syn.: *Leptoporus subsericeomollis* Romell), позволяющий предполагать его экологическую близость с *Oligoporus sericeomollis*. Ряд исследователей [Бондарцева, 1998] в качестве отдельного вида рассматривает *Oligoporus šimanii* (Pilát) Bernicchia, распространенный в Европе преимущественно на лиственных породах, по описаниям весьма близкий к *Postia hibernica*.

***Postia tephroleuca* (Fr.) Jülich**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 5×9 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Растет чаще на мертвой древесине хвойных (особенно ели), иногда на лиственных (клен, ольха, береза и др.); вызывает активную бурую гниль [Бондарцев, 1953]. Имеет широкое циркумбореальное распространение; в России встречается во всех лесных регионах.

Гриб довольно обычен для березы, указывается на ней по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1998; Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993; Любарский, Васильева, 1975; Барсукова, 2000; Ставищенко, 2000а, б;

Ставищенко, Мухин, 2002]. На территории Западной Сибири встречается на данном субстрате повсюду [Мухин, 1993]. Наши находки вида на березе немногочисленны, типичные формы с бурой гнилью отмечены на крупных буреломных горелых стволах; на порубочных пнях обнаружены формы гриба, развивающие белую гниль. Вероятно, находки относятся к видовому комплексу, включающему *P. tephroleuca* и *P. lactea*.

***Postia undosa* (Peck) Jülich**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб не более 1×3 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Растет на древесине ели, реже других хвойных пород, изредка на лиственных (береза, осина, вяз); отмечен на старой базидиоме *Inonotus weirii* (Murrill) Kotl. et Pouzar на кедре на Алтае [Бондарцева, 1973]; гниль бурая; по данным А.С. Бондарцева [1953], гниение очень активное. Широко распространен в хвойных лесах Северного полушария (на Дальнем Востоке известен только на Камчатке), в прочих регионах относительно редок [Бондарцева, 1998; Ниемеля, 2001]. На территории Западной Сибири указывается В.А. Мухиным [1993] в узких пределах южнотаежной зоны; нами отмечался вплоть до южного предела распространения ели. Гриб малохарактерен для березы, указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в России [Бондарцева, 1998].

***Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.**

Базидиомы однолетние, часто в виде розетки на ножке, диаметром до 30 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая; вызывает бурую смешанную гниль. Развивается на пнях, корнях и основании ствола живых деревьев хвойных пород, в тропиках обычен на лиственных [Cunningham, 1965; Vega, 1979]. Широко распространен в перестойных лесах и парках Евразии, Африки, Северной и Южной Америки. В России встречается исключительно на хвойных на большей части территории, включая южную часть таежной зоны. В Карелии рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. В.А. Мухин [1993] указывает вид в числе не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста от 6 до 10 °С. Гриб наиболее интенсивно разрушает древесину при достаточно высоком содержании в ней минеральных веществ [Рипачек, 1967], которые он может получать, развиваясь в тесном контакте с почвой. В искусственной среде с добавлением лесной почвы активность гриба весьма велика, в то время как в опыте с древесиной, смоченной дистиллированной водой, она минимальна [Степанова, Мухин, 1979]. Гриб способен сохраняться на корнях в течение 16 лет после рубки пораженных деревьев [Sierpmann, 1977]. На территории Западной Сибири, по данным В.А. Мухина [1993], вид имеет узкий ценоареал в южнотаежной зоне; по нашим данным [Арефьев, 1989, 1991, 2001г], он довольно обычен там на кедре, особенно в припоселковых кедровниках, подверженных выпасу скота; по таким местообитаниям он проникает на север до Среднего Приобья (пос. Нялино), южная граница обитания гриба определяется распространением кедра. Гриб малохарактерен для березы, указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994].

Pycnoporellus fulgens (Fr.) Donk

Базидиомы однолетние, сидячие, до 5×10 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая; гниль бурая, неактивная. Растет на отмершей древесине хвойных, реже лиственных пород. Циркумбореальный вид. В России распространен по всей лесной зоне, встречается нечасто, но регулярно. По мнению К.Е. Мурашкинского [1939], в Сибири вид является горно-таежным плейстоценовым реликтом, адаптировавшимся к изменившимся условиям современной эпохи. В этом же качестве *P. fulgens* рассматривается В.А. Мухиным [1993]; по его данным, этот довольно редкий на территории Западно-Сибирской равнины вид близок к зональным эврибионтам, хотя его ценотический оптимум смещен в южную часть лесной зоны, вплоть до предела распространения темнохвойных пород. Вид включен в Красную книгу Тюменской области [2004]. М.А. Бондарцева [1998] пишет, что в заповедных лесах гриб более обычен, чем в эксплуатируемых, и может служить индикатором нарушенного местообитания. В частности, в Карелии он рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. М.А. Бондарцева [1992, 2000] относит вид к числу характерных для крупномерного свежего валежника и оценивает его как гигрофильный. По данным И.В. Ставищенко [2000в], на Урале гриб отмечен на третьей стадии разложения ветровала ели и березы. Т. Ниемеля [2001] указывает, что гриб характерен для древесины, разлагаемой окаймленным трутовиком, и развивается на базидиомах последнего, что свидетельствует о его приуроченности к поздним стадиям сукцессии [Renvall, Niemelä, 1992].

Вид редок для березы, но указывается на ней довольно регулярно: в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], Эстонии [Пармасто, 1955], европейской части России [Бондарцева и др., 2000, 2001], на Урале [Ставищенко, 2000а, в], в Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 2000а; Ставищенко, 2000б, 2002б; Ставищенко, Мухин, 2002], на Дальнем Востоке (на березе каменной) [Любарский, Васильева, 1975]. В Западной Сибири большая часть находок вида на березе приходится на южную тайгу. Гриб встречается в распадающихся в фазе смены пород старых высокопроизводительных березовых лесах на крупных валежных стволах вплоть до поздних стадий их разложения, иногда на ветвях такого валежника, отмечен на горелой березе.

Fomitopsidaceae

Amyloporia xantha (Fr.) Bondartsev et Singer

Базидиомы однолетние или многолетние, резупинатные, широко распростертые, с зачатками шляпок в виде наплывов, толщиной до 2 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Обычен на мертвой древесине хвойных, из лиственных чаще поселяется на иве. Встречается на освещенных местах, вырубках, полянах; известен в качестве домового гриба; гниль бурая, активная. Циркумглобальный вид зоны хвойных лесов. В России распространен во всех лесных регионах, вплоть до тундровой зоны [Пармасто, 1967; Kotiranta, Mukhin, 2000; Mukhin, Kotiranta, 2001; Мухин, Котиранта, 2001]. На территории Западной Сибири — один из наиболее типичных ши-

роттно-зональных эврибионтов [Мухин, 1993], очень характерен для сосновых торфяников, довольно обычен на древовидных ивах, в лесостепной зоне встречается на осине [Арефьев, 2005б; Природа..., 2005]. Гриб малохарактерен для березы, по данным Л. Ромеля [Romell, 1911], встречается на ней в Европе.

***Antrodia heteromorpha* (Fr.: Fr.) Donk**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб до 3 см; гименофор трубчатый, до почти пластинчатого; гифальная система димитическая; гниль бурая. Развивается на мертвой древесине многих лиственных и хвойных пород (осина, дуб, липа, ольха, береза, ель, пихта, сосна и др.), на валежных стволах, а также на обработанной древесине. Циркумбореальный вид. В Европе и Северной Америке распространен очень широко, вплоть до северных лесов [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ниемеля, 2001]. В России встречается во всех лесных регионах, но в северо-восточном направлении далеко не проникает. На территории Западной Сибири ценооптимум вида приходится на южную тайгу, на лиственных породах отмечается в подтаежной и лесостепной зонах [Мухин, 1993]. В этом регионе гриб не относится к числу характерных для березы; значительно чаще он встречается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], указывается на березе в Норвегии [Jørstad, 1936], Эстонии [Пармасто, 1955], европейской части бывшего СССР [Бондарцев, 1953], Иркутской области [Бондарцева, 1975].

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб, как и большинство представителей р. *Antrodia*, к числу характерных для свежего и частично разрушенного валежника. Форма гриба, обитающая на лиственных, может рассматриваться как отдельный вид — *Antrodia albida* (Fr.) Donk [Бондарцева, 1998; Ниемеля, 2001].

***Antrodia malicola* (Berk. et M.A. Curtis) Aoshima**

Базидиомы зимующие или многолетние, распростерто-отогнутые, до 1,5×5,5 см; гименофор трубчатый, с вытянутыми порами; гифальная система димитическая; гниль бурая. Развивается на валежных стволах яблони, реже на других лиственных (акация, клен, ольха, граб, бук, тополь, дуб, ива, липа). Распространен в южных районах Европы, в Азии, Африке, Северной Америке. В России редок, найден на ивах на Алтае [Бондарцева, 1973] и в Нижегородской области [Спирин, 2003]. На березе гриб указывается в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986].

***Antrodia serialis* (Fr.) Donk**

Базидиомы однолетние или двухлетние, распростертые или с зачаточными, иногда хорошо развитыми шляпками, до 2×5 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая; гниль бурая. Обычен на мертвой древесине хвойных пород, изредка встречается на лиственных; отмечается на обработанной древесине. Распространен на всех континентах в хвойных лесах; в России обитает по всей лесной зоне. На территории Западной Сибири указывается В.А. Мухиным [1993] в качестве широтно-зонального эврибионта, однако в числе грибов, не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста от 6 до 10 °С. Характерен для бурелома и порубочных стволов многих хвойных пород, чаще ели и кедра.

Гриб малохарактерен для березы, указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], в Якутии [Михалёва, 1993], в Западной Сибири [Ставишенко, 2000б; Ставишенко, Мухин, 2002].

***Antrodia sinuosa* (Fr.) P. Karst.**

Полиморфный вид. Базидиомы однолетние или многолетние, резупинатные, толщиной до 0,6 см, нередко с натеками в виде зачаточных шляпок, иногда образующие ризоморфы (*f. vaporarius*); гименофор трубчатый, с извилистыми порами; гифальная система димитическая; гниль бурая, поверхностная. Растет на мертвой древесине хвойных пород, изредка на лиственных. Отмечается на пнях, валежной и обработанной древесине, часто как складской или домовый гриб. Мультирегиональный вид, распространенный на всех континентах, в России — на большей части территории. В Западной Сибири встречается по всей лесной зоне, за исключением Крайнего Севера, ценооптимум смещен в южную часть региона [Мухин, 1993]; наиболее обычен на сосне. Гриб интенсивнее разрушает древесину, пропитанную органическими азотистыми веществами [Рипачек, 1967], что может свидетельствовать о его способности заселять еще свежую, неразложившуюся древесину, сердцевинные лучи которой богаты органическими соединениями. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечается на третьей стадии разложения ветровала.

Гриб малохарактерен для березы; указывается на ней в Западной Сибири [Мухин, 1993], в Южном Зауралье [Растения..., 2003]. Вероятно, способен заселять обгорелые субстраты.

***Antridia variiformis* (Peck) Donk**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, отгиб до 1 см; гименофор трубчатый с сильно вытянутыми порами, до почти пластинчатого; гифальная система димитическая; вызывает бурую гниль. Растет на валеже хвойных пород, особенно пихты и ели, иногда на лиственных. Распространен на юге Европы и в Северной Америке. В России не встречается [Бондарцева, 1998].

Гриб малохарактерен для березы; указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993].

***Daedalea dickinsii* (Berk.) Jasuda**

Базидиомы однолетние или многолетние, сидячие, до 16×10 см; гименофор трубчатый, с радиально удлинёнными порами; гифальная система тримитическая. Растет на усыхающих ветвях, сухостое и валеже *Quercus mongolica* и *Betula dahurica*; вызывает бурую гниль. Дальневосточный вид, распространенный в широколиственных лесах (Хабаровский, Приморский края, Япония) [Бондарцева, 1998].

***Daedalea quercina* (L.: Fr.) Pers.**

Базидиомы многолетние, сидячие, до 15×20 см; гименофор от трубчатого до почти пластинчатого к центру базидиомы, с лабиринтовыми порами; гифальная система тримитическая. Развивается на поврежденных живых, усыхающих и мертвых стволах и пнях лиственных пород, прежде всего *Quercus*, вызывая смешанную по локализации в стволе бурую гниль. На зараженной заготовленной древесине сохраняется в качестве домового гриба. Мультирегиональный южный вид, ограниченный на севере областью распространения дуба. Для бере-

зы не характерен, указан на ней М.А. Сафоновым [2000], очевидно, по находкам в Европе. В консорции березы может рассматриваться в качестве неморального, в некоторой степени ксеротолерантного, гриба, первичного в сукцессиях.

***Fomitopsis cajanderi* (P. Karst.) Kotl. et Pouzar**

Базидиомы многолетние, сидячие, до 7×16 см; гименофор трубчатый, с мелкими порами; гифальная система димитическая. Растет на пнях и мертвой древесине хвойных пород, чаще на лиственнице и ели, изредка на лиственных породах (осина, слива); вызывает бурую гниль. Гриб, широко распространенный в Северной Америке, обычный на востоке от Урала, редкий в Европе и Северной Африке. Очевидно, вид мог мигрировать в Евразию через Берингийский перешеек в период позднего миоцена [Пармасто, 1979], где адаптировался к существованию в более узком экологическом диапазоне, прежде всего в горной тайге [Мурашкинский, 1939; Любарский, Васильева, 1975]. Исследуя приуральскую часть Западно-Сибирской равнины, В.А. Мухин [1993] относит вид к числу редких, распространенных спорадически, но близких к зональным эврибионтам, при этом *F. cajanderi* рассматривается среди горно-таежных реликтов. Помимо хвойных пород вид отмечен им на осине. Для березы гриб малохарактерен; указывается на ней только в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986].

По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечается со второй по четвертую стадию разложения ветровала. В природном эксперименте с закладкой образцов в почву гриб проявил существенную активность [Степанова, Мухин, 1979], что может свидетельствовать об адаптации к существованию на валежнике.

***Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы многолетние, сидячие, до 15×30 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Развивается на древесине многих хвойных и лиственных деревьев. В. Рипачек [1967] описывает его в качестве паразита хвойных. М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для усыхающих деревьев, сухостоя, крупномерного свежего и частично разрушенного валежника, пней. Встречается он также в качестве складского и домового гриба в нижних частях открытых деревянных конструкций [Демидова, 1960, 1963]; вызывает бурую гниль, охватывающую крупные толщи древесины. По мнению Л.В. Любарского и Л.Н. Васильевой [1975], его «санитарная» и экологическая роль, наиболее важная для леса, обуславливается тем, что он является наиболее активным разрушителем крупномерной древесины. Исследования Т.В. Вахмистровой [1987] свидетельствуют о том, что *F. pinicola* при обитании на березе очень сходен по экологии с *Fomes fomentarius* и находится с ним в жестких конкурентных отношениях, вместе с тем отмечается тяготение *Fomitopsis pinicola* к более крупным древесным субстратам.

По данным Н.Т. Картавенко [1960], дереворазрушающая активность его сравнительно высока (в 3–5 раз выше, чем, например, у *Stereum sanguinolentum*). Н.В. Черемина [1995а, б] отмечает, что интенсивность метаболизма гриба низкая, она относит его к наименее термотолерантным грибам из числа активных западно-сибирских видов. И.В. Ставишенко [2000в] свидетельствует о том, что на Урале гриб достигает наибольшей численности на третьей стадии разложения ветровала березы, появляясь на второй и сохраняясь до

пятой стадии; на ели сукцессионный оптимум гриба несколько сдвинут к более ранним стадиям разложения (2–3). По данным Р. Радвана [Radvan, 1951], здоровая древесина и древесина, зараженная деревоокрашивающими грибами, разлагаются данным грибом с одинаковой интенсивностью. Исследования активности *Fomitopsis pinicola* на разных искусственных средах, проведенные Н.Т. Степановой и В.А. Мухиным [1979], показывают, что она неодинакова и в целом может быть оценена средним уровнем. В природном эксперименте с закладкой образцов в почву активность гриба оказалась весьма высокой, что может свидетельствовать об адаптации вида к обитанию на валежнике. По данным Х.Г. Ганбарова [1989], гриб относится к числу медленнорастущих в культуре. По В. Рипачеку [1967], оптимальная температура роста гриба в агар-солодовой среде 30 °С, максимальная — 35 °С; существенно меньший температурный оптимум для гриба (22–25 °С) указывается в ряде других исследований [Ванин, 1955; Адо, 1955; Бородуля, 1972]. В.А. Мухин [1993] относит вид к числу грибов, не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста от 6 до 10 °С. Споруляция базидиом наблюдается в течение всего вегетационного периода: с мая по август [Лебкова, 1972].

По локализации в стволах гниль от гриба смешанная, начинающаяся обычно с периферии, затем переходящая в ядро; в случае поражения живых деревьев, происходящего через механические и ожоговые раны, гниль продвигается вдоль ствола и становится полностью ядровой [Любарский, Васильева, 1975]. По наблюдениям Т.А. Прохоренко [1983], в заповеднике «Столбы» гриб вызывал преимущественно заболонную гниль хвойных, что, возможно, было обусловлено стадией процесса. Большое значение имеет энтомохорный путь проникновения гриба в древесину. Так, по данным Т. Петти и Ч. Шоу [Petty, Shaw, 1986], на 44 из 114 отловленных ксилобионтных насекомых (*Ips pini*, *Dendroctonus brevicomis*, *D. ponderosae*, *D. valens*) выделен *Fomitopsis pinicola*. Вид весьма устойчив к техногенным нарушениям среды [Брызгалов, 1995; Брындина, 1998; Исаева, Берлина, 2002].

Мультирегиональный вид, один из наиболее обычных трутовиков. В России распространен во всех лесных регионах. Гриб весьма характерен для березы, хотя в естественных условиях и не является на ней доминантом. Указывается на березе по всему ее ареалу, за исключением некоторых анклавных районов [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Knudsen et al., 1993; Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1998; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Петренко, 1978; Михалёва, 1993; Мухин, 1993; Стороженко, 2002; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2002]. На территории Западной Сибири гриб отмечается на березе повсюду, в целом доля его в ксиломикокомплексе составляет 3,7 %; в ценооптимуме, приходящемся на южную и среднюю тайгу, она превышает 8 %. В лесотундре вид на березе встречается единично, однако на территории зоны типичных тундр в ксиломикоценозе, сформировавшемся на привозных лесоматериалах, доля *Fomitopsis pinicola* достигает 16 %, вдвое превышая долю *Fomes fomentarius*. Такого же порядка участие вида достигает в крупнотравяных таежных лесах. В Тюмени гриб отмечен на шести породах, чаще на сосне (16 %), березе (2 %).

***Fomitopsis rosea* (Alb. et Schwein.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы многолетние, сидячие, обычно небольшие, шириной до 3×5 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на сухостойных и валежных стволах и пнях преимущественно хвойных пород, изредка на лиственных (осина, вяз); вызывает бурую гниль. Циркумбореальный вид, приуроченный к темнохвойным лесам; в России распространен во всех регионах их произрастания. Рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. На территории Западной Сибири указывается В.А. Мухиным [1993] в качестве широтно-зонального эврибионта, лимитированного ареалом ели, отсутствующей на большей части подтайги и в лесостепи. На березе гриб найден только в Западной Сибири [Арефьев, 2000а, 2002г, д]. Одна находка сделана в южнотаежном старом распадающемся березняке на поврежденном насекомыми березовом стволе, еще одна — на березовом плавнике на побережье Обской губы (устье р. Нурма-яха).

По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечается со второй по четвертую стадию разложения ветровала ели, причем на второй стадии численность гриба наименьшая. Исследования активности гриба в разных искусственных средах, проведенные Н.Т. Степановой и В.А. Мухиным [1979], показали, что она неодинакова и в целом довольно высока, в том числе и в среде с дистиллированной водой, что может свидетельствовать об адаптации гриба к обитанию на сухостое. Дереворазрушающая активность гриба в природном эксперименте с закладкой образцов в почву практически не проявилась, но в некоторых лабораторных экспериментах она была в 2–4 раза выше, чем у близкого *F. cajanderi* [Степанова, Мухин, 1979]. Температурный оптимум роста *F. rosea* в культуре составляет 25–27 °С, максимум — 35 °С [Адо, 1955]. В.А. Мухин [1993] указывает вид в числе грибов, имеющих сравнительно высокий температурный минимум роста: выше 10 °С.

***Gloeophyllum abietinum* (Fr.) P. Karst.**

Базидиомы многолетние, сидячие, до 8×2 см, с небольшим отгибом; гименофор пластинчатый; гифальная система тримитическая. Развивается на древесине хвойных пород, чаще всего пихты и ели; гниль бурая, активная. Распространен в Евразии и Северной Африке. В России отмечается в хвойных лесах большинства регионов, регулярно, но нечасто; на Дальнем Востоке известен только на Камчатке [Бондарцева, 1998]. Встречается в южной части таежной зоны Западной Сибири; указывается в числе грибов, не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста от 6 до 10 °С [Мухин, 1993]. По данным Р. Радвана [Radvan, 1951], здоровая древесина разлагается грибом несколько быстрее, чем зараженная деревоокрашивающими грибами. По данным В. Рипачека [1967], рост гриба сильно ингибируется веществами, экстрагируемыми горячей водой из коры. Для березы гриб малохарактерен, изредка встречается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993].

***Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, до 12×4 см; гименофор от трубчатого до лабиринтовидного; гифальная система тримитическая. Растет на пнях и валеже хвойных пород, изредка на лиственных (осина, дуб); вызывает бурую гниль. Циркумбореальный вид; в России рассматривается как редкий, но

встречается во всех лесных регионах [Бондарцева, 1998] вплоть до северного предела лесной растительности [Mukhin, Kotiranta, 2001]. Рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. В Западной Сибири весьма обычен [Мухин, 1993], особенно в таежной зоне на старом сосновом валежнике в сухих типах леса. Только в этом регионе вид отмечен на березе — на нефтезагрязненном участке в Среднем Приобье [Ставишенко, 2002б].

***Gloeophyllum sepiarium* (Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние или многолетние, сидячие, до 10×6 см; гименофор пластинчатый; гифальная система тримитическая. Растет на пнях, валежных стволах и обработанной древесине хвойных пород, изредка на лиственных (осина и др.); вызывает бурую активную гниль. Встречается обычно на полянах, вырубках, вблизи жилищ; в глубине леса редок. Известен как домовый и шахтный гриб. Циркумбореальный вид, широко распространенный преимущественно в Северном полушарии; в России растет во всех регионах, вплоть до северного предела распространения лесов [Мухин, 1993; Mukhin, Kotiranta, 2001], на лесоматериалах и плавнике найден в тундровой зоне центральной части Ямала и на его побережье [Арефьев, 2002г, д].

Вид обычно встречается на березе в горельниках северной части лесной зоны. Указывается на таком субстрате в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], Эстонии [Пармасто, 1955], на Урале [Ставишенко, 2000а, в] в Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 2000б].

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для крупномерного свежего и частично нарушенного валежника. Особенностью его является исключительно высокая термо- и ксеротолерантность. По материалам В. Рипачека [1967], на сусло-агаре он способен расти при 39 °С, длительное время сохранять жизнеспособность при 60 °С; при оптимальной температуре (31 °С) скорость роста гриба в культуре оценивается как средняя; в контакте с почвой интенсивность разрушения древесины грибом не увеличивалась. В.А. Мухин [1993] указывает вид в числе не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста от 6 до 10 °С. По исследованиям Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], интенсивность метаболизма гриба в целом сравнительно невелика и значительно увеличивается в среде, содержащей лесную почву; в природном эксперименте с закладкой образцов в почву гриб также проявлял повышенную активность. Б.А. Андерсен [Anderson, 1931] отмечает, что экстракты ядровой и заболонной древесины для гриба токсичны в одинаковой степени, что может свидетельствовать об адаптации гриба к существованию в спелой ядровой древесине, куда гриб проникает по трещинам при ее высыхании. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечался на третьей стадии разложения ветровала березы; на ветровале ели он появлялся и доминировал на второй стадии, сохраняясь до четвертой. Вид весьма устойчив к техногенным нарушениям среды [Брызгалов, 1995; Брындина, 1998; Исаева, Берлина, 2002].

***Gloeophyllum trabeum* (Pers.: Fr.) Murrill**

Базидиомы однолетние или зимующие, сидячие, размер шляпки до 10×5 см; гименофор от лабиринтовидного до пластинчатого; гифальная систе-

ма димитическая; гниль бурая. Развивается на пнях, валеже, обработанной древесине многих лиственных, реже хвойных пород; обычен и широко распространен в качестве домового гриба. Неморальный вид, встречающийся в Северной Америке, Европе, Азии (кроме Дальнего Востока), в России — в европейской части, распространяясь на север до Карелии [Лосицкая, 2000], на Урале, в Западной Сибири, на Алтае, в Амурской области [Бондарцева, 1998]. На березе указывается в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], на юге Карелии [Крутов, 1992]. В Тюмени найден на осине [Тюмень..., 2002].

***Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, сидячие, с зачаточной боковой ножкой, диаметром до 20 см; гименофор трубчатый; гифальная система сначала мономитическая, затем димитическая; гниль бурая, активная. Развивается на сухостое, редко на вершинах и ветвях живых берез. В. Рипачек [1967] рассматривает гриб в качестве паразита, поражающего ослабленные деревья. М.А. Бондарцева [2000] относит его к числу характерных для усыхающих деревьев и сухостоя. По данным Б. Хеннингсона [Henningson, 1965], гриб является активным дерево-разрушителем. К. Ловаг [Lohwag, 1958] отмечает, что за 4 месяца под воздействием гриба березовая древесина теряет 22–53 % (в среднем 33 %) массы. В ходе исследований И.В. Ставишенко [2000в] гриб отмечался только на второй — третьей стадиях наиболее активного разложения ветровала березы. По данным Н.В. Череминой [1995б], интенсивность метаболизма гриба высокая (1,30–3,31 мл $\text{CO}_2/\text{г/ч}$), она относит его к среднеустойчивым к засухе грибам. Исследования активности гриба в разных искусственных средах, проведенные Н.Т. Степановой и В.А. Мухиным [1979], показали, что она неодинакова и в целом довольно высока, причем существенно возрастает при добавлении лесной почвы, что могло бы свидетельствовать об адаптации гриба к обитанию на валежнике, если бы не его явное преобладание на сухостое. В то же время дерево-разрушающая активность гриба в природном эксперименте с закладкой образцов в почву практически не проявилась [Степанова, Мухин 1979]. Температурный оптимум роста гриба составляет 25–26 °С, максимум — 32–35 °С [Адо, 1955; Henningson, 1965; Рипачек, 1967]. В.А. Мухин [1993] указывает вид в числе способных расти при наиболее низких температурах (0–5 °С).

Циркумбореальный вид, распространенный в местах произрастания березы [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993]; в России встречается по всей лесной зоне [Parmasto, 1977; Бондарцев, 1953; Пармasto, 1955; Бондарцева, 1973, 1975, 1998; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Петренко, 1978; Михайлова, 1993; Петров, 1991; Исаева, Берлина, 2002; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Барсукова, 2000; Стороженко, 2002; Спирин, 2002, 2003; Сафонов, 2002; и др.], на юге реже: малочислен в Воронежском заповеднике [Ртищева, 1999], в Узбекистане [Балтаева, 1993].

Один из наиболее обычных трутовиков. Гриб характерен для березы, в естественных условиях на других древесных породах не встречается. В Западной Сибири распространен повсеместно, в целом по региону его доля в *Betula*-комплексе составляет 11,4 %, максимальной численности достигает в гипоарктических редколесьях (свыше 30 %), в лесотундре (10 %) вид встречается преимущественно на гарях, в лесостепи его участие уменьшается до 4 %.

PERENNIPORIALES

Perenniporiaceae

Haploporus suaveolens (L.: Fr.) Donk. — *H. odoratus* (Sommerf.: Fr.) Bondartsev et Singer

Базидиомы однолетние, сидячие, до 15×8 см; гименофор трубчатый; гифальная система тримитическая. Развивается на живых, реже на отмерших стволах ивы козьей, изредка на клене, вишне, черемухе, сирени, липе, вязе, ольхе; гниль белая. Приурочен к смешанным лесам вблизи водоемов. Редкий циркумбореальный вид, известный во многих лесных регионах России [Бондарцева, 1998]. В Западной Сибири найден на *Salix* в подзонах южной, средней и северной тайги: под Тобольском [Бондарцев, 1953], в приенисейской тайге (Ярцево) [Пармасто, 1967], в Юганском заповеднике [Ставишенко, Мухин, 2002], в природном парке «Сибирские Увалы» [Ставишенко, 2002a].

Гриб малохарактерен для березы, не вполне ясно указывается для нее только на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975].

Heterobasidion annosum (Fr.) Bref.

Базидиомы многолетние, распростерто-отогнутые, диаметром до 15 см и до 3,5 см толщиной; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Развивается на пнях и выступающих из почвы корнях живых и мертвых деревьев хвойных пород, чаще всего сосны, ели, лиственницы, реже на корнях лиственных (ольха, береза, бук, вереск, черника) в сырых затененных лесах. В качестве факультативного паразита гриб вызывает у молодых деревьев смешанную скоротечную, а у взрослых хроническую центральную гниль корней и нижней части ствола живых деревьев. Гниль очень характерная, пестрая ямчатая коррозийная, промежуточная по типу между белой и бурой. Гриб распространен по всей умеренной зоне Северного полушария, реже встречается в тропиках. В России обитает во всех лесных регионах.

На березе вид отмечается редко. Указывается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], в частности в Скандинавии, Литве [Василяускас, Стенлид, 2000], Эстонии [Пармасто, 1955], европейской части России [Бондарцев, 1953; Стороженко, 2002], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967]. По данным С.Ф. Негруцкого [1973], наиболее интенсивно гриб разлагает опад хвойных деревьев, являющихся его основными хозяевами; разложение древесины, коры, ветвей и листьев березы происходит в 2–2,5 раза менее интенсивно, чем аналогичных частей сосны и ели. При этом установлено, что четкой грани в степени использования грибом различных фракций отпада и опада, находящегося в лесной подстилке, не существует.

Большая часть сведений о биологии гриба получена при его исследовании на хвойных породах и их древесине. По данным В. Рипачека [1967], экстрактивные вещества коры в концентрации до 1 % стимулируют рост гриба на 9–21 %, а в большей концентрации оказывают сравнительно слабое ингибирующее действие. Д. Мередит [Meredith, 1960] свидетельствует о том, что гриб преобладает на пнях 1–2-летней давности; по А. Рунге [Runge, 1986], он развивается на завершающей стадии гниения. Некоторые исследователи [Greig, Pratt, 1976] сообщают, что гриб сохраняется на пораженных пнях и корнях в

течение 15–30 лет, самое большое 62 года после рубки дерева. По данным В. Рипачека [1967], температурный оптимум гриба в культуре сравнительно низок — 23 °С (минимум 4, максимум 31 °С), при этом отмечается средний относительно других ксилотрофов уровень скорости роста мицелия (275 м/ч). С.Ф. Негруцкий [1973] отмечает, что гриб способен расти в диапазоне от 6 до 34 °С (при оптимуме 24–26 °С) и сохранять жизнеспособность в диапазоне от –30 до 39 °С. По данным А.М. Соловьева [1967], он растет в еще более широком диапазоне температур: от –5 до 40 °С. С.Ф. Негруцкий [1973] свидетельствует, что в естественных условиях в спелой древесине растущих деревьев начальные фазы развития гриба проходят при сравнительно низкой влажности (около 40 %), затем в результате диссимиляционного процесса гриб сам дополнительно увлажняет древесину. В целом он способен расти на древесине с влажностью от 20 до 200 % и более (оптимум 80–150 %). Гриб может сохранять жизненные функции в довольно кислой среде при pH от 3,5 до 7,5 (оптимум 5,5), споры прорастают даже при pH 3,0. В некоторых работах, напротив, указывается, что встречаемость гнили от гриба снижается со снижением pH почвы [Schlenker, Mühlhäusser, 1980]. Такая разница жизненных параметров, установленных разными авторами, в какой-то мере, вероятно, связана с адаптацией исходных образцов гриба к разным экологическим условиям и существованием разных экологических «рас» [Bega, 1963]. Однако в специальных опытах со споровыми изолятами, взятыми из разных географических районов мира, зависимости между среднегодовой температурой соответствующего района и температурным оптимумом изолята не наблюдалось [Cowling, Kelman, 1964].

Часто гриб рассматривается в качестве раневого, поскольку способен проникать в корни через поверхность пней и раны живых деревьев [Nilsson, Huppel, 1968; Негруцкий, 1973; Roll-Hansen F., Roll-Hansen H., 1980; Василюскас, 1989; и др.], однако обычно это происходит при контакте зараженных корней со здоровыми вне зависимости от повреждений [Stenlid, 1985; Василюскас, Стенлид, 2000; и др.], но, очевидно, при воздействии токсинов, выделяемых грибом [Купревич, 1947; Негруцкий, 1973]. Распространяясь в лесной подстилке по корням мицелиальными тяжами, гриб образует территориальные клоны, составляющие в поперечнике более 30 м и охватывающие до 7 деревьев [Piri, 1996; Vasiliauskas, Stenlid, 1998b]. Базидиоспоры способны распространяться на расстояния в несколько сотен километров [Rishbeth, 1959; Kallio, 1970]. Базидиомы гриба чаще развиваются в сырых затененных лесах [Степанова-Картавенко, 1967; Бондарцева, 1998]. В Финляндии наибольшая зараженность грибом наблюдается в южной части страны в старых лесах (ельниках) на богатых, не заболоченных почвах [Tamminen, 1985]. По данным З. Кржана [Krzana, 1986], с увеличением возраста насаждения доля корневой губки среди возбудителей комлевых гнилей снижается, а разнообразие и обилие возбудителей возрастает. Рекреационное использование насаждений понижает их зараженность корневой губкой; гриб сильнее развивается в высокополнотных насаждениях в оптимальных по плодородию и влажности местообитаниях [Чураков, 1982; Раптунович и др., 1983]. Судя по материалам монографии С.Ф. Негруцкого [1973], биотопическая амплитуда гриба весьма широка, но во всех районах своего распространения он избегает как переувлажненных, так и наи-

более сухих участков, очаги его часто сопутствуют лесным культурам и лесам на месте бывших сельхозугодий. На начальных этапах развития очагов важна высокая плотность древостоя, обеспечивающая обилие угнетенных деревьев и тесный контакт корней.

Приведенные данные указывают на весьма высокую устойчивость гриба к действию различных неблагоприятных факторов среды, его высокую адаптивность, что позволяет корневой губке длительное время сохраняться в жизнедеятельном состоянии.

В Северной Европе были обнаружены две интерстерильные группы корневой губки. Индивиды группы Р поражают преимущественно сосну и березу, индивиды группы S — ель [Korhonen, 1978; Stenlid, 1985; Piri, 1996; etc.].

По новейшим данным, в *Heterobasidion annosum*-комплексе выделяется соответственно два вида — *H. annosum* s. str. и *H. parviporum* Niemela et Korhonen, последний, кроме того, отличается более мелкими порами. Данный комплекс пока недостаточно исследован и не может быть однозначно интерпретирован в свете старых данных о распространении корневой губки. Возможно, имеющиеся указания на находки корневой губки на березе в сырых затененных местах относятся именно к *H. parviporum*.

***Perenniporia fraxinea* (Fr.) Ryvarden**

Базидиомы многолетние, сидячие, с широким основанием, крупные, до 16 см в поперечнике; гименофор трубчатый, с мелкими порами, 4–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Растет в основании ствола живых деревьев лиственных пород (*Fraxinus*, а также *Ulmus*, *Salix* и др.), сохраняясь после их гибели; вызывает белую центральную гниль корней и ствола. Широко распространен в широколиственных лесах Северного полушария, в России sporadически встречается от Татарстана и Краснодарского края до Хабаровского края, известен в южных районах Урала и Сибири [Бондарцева, 1998]. На березе отмечен в Нидерландах [Creveld et al., 1983].

***Perenniporia medulla-panis* (Jacq.: Fr.) Donk**

Базидиомы многолетние, слоистые, толщина каждого слоя около 1 мм, распростерты, на вертикальном субстрате — со ступенчатыми псевдопилями или отогнутым краем; гименофор трубчатый с толстостенными порами по 4–7 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на валежных стволах, пнях и корнях многих лиственных пород (особенно на *Quercus*), иногда на хвойных (*Abies*, *Pinus*); гниль белая, интенсивная. Мультирегиональный южный вид, на севере ареала ограниченный распространением дуба. В России встречается от европейской части до Дальнего Востока.

Малохарактерный для березы гриб; указывается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в России — в Ленинградской области [Бондарцева, 1964, 1992], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967].

***Perenniporia narymica* (Pilát) Pouzar**

Базидиомы однолетние или двухлетние, тонкие, распростерты; гименофор трубчатый, с толстостенными порами по 3–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Растет на мертвой древесине лиственных пород; гниль белая. Распространен в Европе, Азии, Северной Америке. В России единственная находка на *Betula verrucosa* была сделана в бассейне р. Нарым в Сибири [Pilát,

1936]. В качестве обычного на березе гриба указывается в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987].

***Perenniporia subacida* (Peck) Donk**

Базидиомы многолетние, слоистые, широко распростертые, до 1 см толщиной; гименофор трубчатый с порами по 4–5 на 1 мм; гифальная система тримитическая. Растет на древесине хвойных (особенно часто на ели), реже лиственных пород; гниль белая, интенсивная. Циркумбореальный вид, распространенный в хвойных лесах; в России встречается от европейской части до Дальнего Востока. Рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. Малохарактерен для березы, указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в России — в Нижегородской области [Спирин, 2003], в Сибири [Pilát, 1936].

***Perenniporia tenuis* (Schwein.) Ryvarden**

Базидиомы однолетние или многолетние, тонкие, широко распростертые; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Развивается на мертвой древесине лиственных пород (на осине, дубе, рябине и др.); гниль белая, интенсивная. Неморальный вид, распространен в Европе, Северной Америке. В России известен в европейской части (до Ленинградской области [Zmitrovich, 2003]), на Урале [Степанова-Картавенко, 1967; Бондарцева, 1998]. Дважды отмечен нами в Среднем Приобье на осине. Для березы малохарактерен; указывается на ней в Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994; Бондарцева, 1998; Zmitrovich, 2003].

GANODERMATALES

Ganodermataceae

***Ganoderma lipsiense* (Batsch) G.F. Atk. — *G. applanatum* (Pers.) Pat.**

Базидиомы многолетние, сидячие, диаметром 40 см и более; гименофор трубчатый; гифальная система тримитическая; гниль белая. Растет на мертвой древесине многих лиственных пород (на тополе, осине, березе, буке, грабе, орехе, яблоне, дубе, иве и др.), изредка на хвойных. Встречается в лесах, садах и парках. Распространен на всех континентах; в России — на большей части территории лесной зоны [Бондарцева, 1998].

Обычный на березе гриб, хотя она и не является его трофическим преферendumом. Широко распространен на данном субстрате в Евразии [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Zmitrovich, 2003; Бондарцева, 1973, 1975, 1986, 1998; Степанова-Картавенко, 1967; Михалёва, 1993; Стороженко, 2002; Ставищенко, 2000а; Мухин, 1993; Петров, 1991; Любарский, Васильева, 1975]. Р. Гилбертсоном и Л. Риварденом [Gilbertson, Ryvarden, 1986] в Северной Америке конкретно на березе не указывается, но очевидно, что он широко распространен там на березе, как и на многих других лиственных породах. В Западной Сибири встречается по всей лесной зоне, но в северной ее части редок [Мухин, 1993], проникает туда по долинам рек. Осину заселяет чаще, чем березу, особенно на юге региона. На березе имеет оптимум в южнотаежной зоне, где составляет около 1 % ксиломикокомплекса, обычен на протяженности до лесостепи (0,7 %). Особенно обилен в зеленых насаждениях городов и поселков, например в пос. Подгородка (под Омском) на березе составляет

8,5 %. В Тюмени отмечен на девяти породах, особенно часто на клене (12 % комплекса) и тополе (9 %), на березе значительно реже (1 %).

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для крупномерного свежего и частично разрушенного валежника, пней. По данным В. Рипачека [1967], Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], интенсивность метаболизма гриба в искусственных средах в целом невелика. Исключение составила среда Чапека с древесиной, в которой активность гриба оказалась весьма высокой; в природном эксперименте с закладкой образцов в почву его активность оценивается средним уровнем [Степанова, Мухин, 1979]. Х.Г. Ганбаров [1989] оценивает скорость роста гриба в культуре как среднюю. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум роста в пределах 6–10 °С.

***Ganoderma lucidum* (Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние или многолетние, на боковой ножке или сидячие, диаметром до 25 см; гименофор трубчатый; гифальная система тримитическая. Растет на пнях, корнях, изредка на живых поврежденных деревьях многих лиственных пород, реже на хвойных (ель). Гниль белая, медленно развивающаяся. Вид распространен на многих континентах, достигая северотаежной зоны, в субтропиках встречается чаще, чем в бореальных лесах. В России редок, но встречается в целом ряде лесных регионов [Бондарцева, 1998]. На территории Западно-Сибирской равнины микропопуляции гриба встречаются спорадически по всей таежной зоне [Мухин, 1993; Ставищенко, Мухин, 2002; Ставищенко, 2002б]. Вид включен в качестве редкого в Красную книгу Тюменской области [2004].

Довольно характерный для березы гриб; указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986], в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], в Эстонии (на *Betula pubescens*) [Пармасто, 1955], в европейской части России [Стороженко, 2002]; в Южном Зауралье [Растения..., 2003], в Западной Сибири [Мухин, 1993; Ставищенко, Мухин, 2002], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975].

Х.Г. Ганбаров [1989] относит гриб к быстрорастущим в культуре. В. Рипачеком [1967] вид характеризуется как термофильный, оптимальная температура роста гриба составляет 32 °С. По данным Л.А. Завьяловой с соавторами [2002], на агаризованной среде она составила 24–25 °С, скорость роста имела значительные штаммовые различия, возможно связанные с географическим происхождением. Очевидно, существует *Ganoderma lucidum*-комплекс, в котором помимо *G. lucidum* s. str. в качестве отдельного вида дифференцируется *G. carnosum* Pat. — гриб распространен в тайге, характерен для хвойных пород [Бондарцева, 1998], а в Западной Сибири встречается на березе [Мухин, 1993].

HERICIALES

Gloeocystidiellaceae

***Laxitextum bicolor* (Pers.: Fr.) Lenz.**

Базидиомы распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 2 см; гименофор гладкий; гифальная система димитическая. Растет на валежной древесине лиственных пород, редко на хвойных; вызывает пеструю коррозийную гниль.

Мультирегиональный вид, в России встречается во всех лесных регионах от европейской части до Дальнего Востока. Местами довольно обычен на березе [Stalpers, 1996], указывается на ней в Северной Европе [Eriksson, Ryvar den, 1976], в Карелии [Бондарцева и др., 2000; Лосицкая, 2000], на Урале [Стави- шенко, 2000в], в Южном Зауралье [Растения..., 2003], на Алтае [Zhukoff, 1995], в Западной Сибири [Мухин, 1993]. На территории последней вид составляет 0,11 % *Betula*-комплекса, в лесостепной зоне его численность достигает 0,33 %, в зоне северной тайги вид отмечается единично, но в нарушенных местообита- ниях — на гарях, у городов и поселков — численность его может существенно увеличиваться (пос. Берёзово) [Арефьев, 2000б].

М.А. Бондарцева [2000] относит гриб к числу характерных для частично разрушенного валежника. По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале он отмечался на третьей стадии разложения ветровала березы. На сусло-агаре вид может расти довольно быстро, покрывая поверхность чашки Петри при 25 °С за 2 недели, при 32–34 °С — за 1 неделю, что свидетельствует о его термофильно- сти [Давыдкина, 1980]. В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе грибов, не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температур- ный минимум роста 6–10 °С.

HYMENochaetales

Hymenochaetaceae

Hymenochaete tabacina (Fr.) Lév.

Полиморфный вид. Базидиомы распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 1,5×2 см, тонкие; гименофор гладкий; гифальная система мономитическая. Растет на отмерших ветках, валежнике многих лиственных (ива, лещина и др.), а также хвойных пород в умеренно-влажных местообитаниях, в горах встреча- ется на высоте до 1600 м [Бондарцева, Пармасто, 1986]; вызывает белую гниль, гниение активное [Карпова-Бенуа, Бенуа, 1972]. Мультирегиональный вид, но на юге встречается реже. В России распространен во всех регионах, вплоть до северного предела лесов [Мухин, 1993; Mukhin, Kotiranta, 2001], на лесомате- риалах найден в тундровой зоне [Мухин, 1991; Kotiranta, Mukhin, 2000; Mukhin, Kotiranta, 2001].

Гриб на березе малочислен, конкретно указывается для нее в европейской части России (Новгородская область) [Лосицкая, 2002], на Урале [Ставишенко, 2000а, в], в Южном Зауралье [Растения..., 2003], в Западной Сибири [Мухин, 1993; Арефьев, 2000а], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975], в том числе на Камчатке на *Betula ermanii* [Kotiranta, Mukhin, 1998]. Очевидно, обита- ет на березе и во многих других регионах с указанием в литературных источни- ках «на лиственных породах». На территории Западной Сибири встречается на березе в пределах таежной зоны и на севере подтайги редко; тяготеет к зарос- лям вблизи водоемов; развивается на ветвях. У хвойных (ель, лиственница) гриб часто развивается на древесине ствола, на пнях. В Тюмени вид отмечен на трех кустарниковых породах — черемухе, орешнике, иве. В густых насаждениях гриб способен распространяться, перерастая с одного ствола на другой в местах соприкосновения ветвей [Stenlid, Holmer, 1991].

По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале вид отмечался на третьей стадии разложения ветровала березы и ели.

В Северной Америке *H. tabacina* var. *badioferruginea* (Mont.) Pilát, встречающаяся также в Западной Сибири, считается самостоятельным видом.

Inonotaceae

***Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson et Niemelä**

Базидиомы однолетние, сидячие, до 8×10 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Растет на живых угнетенных деревьях, сухостое, пнях и валеже осины, изредка на ольхе, березе, дубе, буке, иве; вызывает белую гниль. Циркумбореальный вид; в России распространен в большинстве лесных регионов, на севере до Карелии, на востоке до Амурской области. На березе указывается на территории России [Бондарцева, Пармasto, 1986], в частности в европейской ее части [Стороженко, 2002], в Оренбургской области [Сафонов, 2002], в Западной Сибири [Арефьев, 2000а; Ставишенко, 2000б, 2002б; Ставишенко, Мухин, 2002]. Нами вид отмечен на сухостойной угнетенной березе в бассейне р. Демьянка (юг средней тайги) в средневозрастном лиственном лесу.

***Inonotopsis subiculosa* (Peck) Parmasto**

Базидиомы распростертые, однолетние или ложномноголетние, новые базидиомы развиваются на старых, образуя несколько слоев; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Редкий вид, развивающийся на валежнике хвойных пород (чаще на сосне); гниль белая. Распространен в Европе, Северной Америке (США, Канада), в Восточной Азии (Северный Китай, российский Дальний Восток) [Бондарцева, Пармasto, 1986].

Малохарактерный для березы гриб, единственная известная находка на ней — в Швеции [Ryvarden, Gilbertson, 1993].

***Inonotus dryadeus* (Pers.: Fr.) Murrill**

Базидиомы однолетние, одиночные или черепитчатые, сидячие, крупные, радиус шляпки до 30 см; гименофор трубчатый, поры 3–4 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Развивается у корневой шейки живых лиственных деревьев (прежде всего *Quercus*); вызывает белую центральную гниль основания ствола и корней. Евро-американский неморальный вид; встречается на сопредельных с Россией территориях — на Кавказе, на Украине [Бондарцев, 1953; Akulov et al., 2003]. На березе отмечен в Нидерландах [Creveld et al., 1983].

***Inonotus glomeratus* (Peck) Murrill**

Базидиомы однолетние, распростерто-отогнутые, до 4×10 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Развивается на древесине лиственных пород (на тополе, иве и др.), изредка на хвойных; гниль белая. Распространен в Северной Америке, известна находка в Восточно-Казахстанской области [Бондарцева, Пармasto, 1986]. Гриб малохарактерен для березы, указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1986]. Иногда рассматривается как синоним *I. radiatus* [Ito, 1955; etc.].

***Inonotus hastifer* Pouzar**

Базидиомы однолетние, резупинатные, до 1,5 см толщиной, с зачатками мелких шляпок; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая.

Растет на коре мертвых и отмирающих ветвей бука и граба; гниль белая. Распространен в Западной Европе, Закарпатье, на Кавказе [Бондарцева, Пармасто, 1986].

На березе вид встречается редко, отмечен на ней на Алтае [Бондарцева, 1973]; в Нидерландах [Creveld et al., 1983].

***Inonotus nodulosus* (Fr.) Pilát**

Базидиомы однолетние, шляпки желвакообразные с низбегающим основанием, до 2 см в диаметре; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Растет на отмирающих или уже отмерших ветвях и стволах бука, реже граба, березы; вызывает белую гниль. Распространен в Западной Европе, на Кавказе, на Украине, найден в Восточной Азии. Часто рассматривается в качестве разновидности или синонима *I. radiatus* [Бондарцева, Пармасто, 1986].

На березе гриб встречается в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993], на юго-западе бывшего СССР [Бондарцев, 1953], в Восточной Азии [Núñez, Ryvarden, 2000].

***Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pilát**

Стволовой паразит. Базидиомы однолетние, широко распростертые, развиваются после гибели дерева под корой; Гименофор трубчатый. На живых деревьях гриб образует бесплодные тела — *I. obliquus* f. *stereilis* (Vanin) T.L. Nikol., достигающие 30 см в диаметре; гифальная система мономитическая. Растет на живых стволах березы, ольхи, реже вяза, ясеня, рябины, клена, бука; некоторое время (по нашим наблюдениям, до четырех лет) сохраняется после их отмирания; гниль центральная, белая, активная.

Мультирегиональный вид [Бондарцева, Пармасто, 1986], в России распространен по всей лесной зоне, одинаково часто встречаясь на ее севере и юге [Пармасто, 1967]. Весьма характерен для березы. Указывается на ней практически по всему ее ареалу, включая отдаленные анклавы (Гренландия, Узбекистан и др.) [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Núñez, Ryvarden, 2000; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1973, 1986, 1992; Бондарцева, Пармасто, 1986; Степанова-Картавенко, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Петренко, 1978; Петров, 1991; Михалёва, 1993; Knudsen et al., 1993; Мухин, 1993; Балтаева, 1993; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Стороженко, 2002; Исаева, Берлина, 2002; и др.]. На территории Западной Сибири распространен на березе повсеместно, становясь на Крайнем Севере доминантом ксиломикоценозов (20 %); в средней части лесной зоны относительная численность вида уменьшается до 2–3 %, в лесостепной зоне снова несколько увеличивается. В Тюмени вид довольно обычен, отмечен на трех породах — березе, ольхе, яблоне.

***Inonotus radiatus* (Sowerby: Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, сидячие или распростерто-отогнутые, до 7×6 см; гименофор трубчатый; гифальная система мономитическая. Растет на сухостойных стволиках и толстых ветвях, на высоких пнях многих лиственных, особенно на ольхе, реже на березе, рябине, лещине, тополе и др.; гниль белая. Мультирегиональный вид, в России распространен во всех лесных регионах [Бондарцева, Пармасто, 1986], вплоть до северного предела лесов [Мухин, 1993; Mukhin, Kotiranta, 2001], на кустарниках встречается в тундровой зоне [Мухин, 1991; Арефьев, 2002г, д].

Обычный для березы гриб, хотя она и не является его трофическим преферендумом. Встречается на ней во всех районах ее произрастания [Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1975; Степанова-Картавенко, 1967; Михалёва, 1993; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1993; Бондарцева, Пармасто, 1986; Стороженко, 2002; Zmitrovich, 2003]. На территории Западной Сибири был отмечен на березе во всех природных зонах, за исключением лесостепной. В целом по региону доля вида в *Betula*-комплексе составляет 0,5 %, она постепенно возрастает к северу, в лесотундре достигая 6 %, в самых северных березняках на Тазовском полуострове вид становится доминантом. В кустарниковых тундрах Ямала он отмечен на *Betula nana* [Мухин, 1991]. В Тюмени гриб найден на семи породах, наибольшей численности достигает на буковых — лещине (27 %), ольхе (11 %), дубе (2 %), березе (<1 %). Вид тяготеет к поймам рек повсеместно, особенно на юге региона.

***Onnia tomentosa* (Fr.) P. Karst.**

Базидиомы однолетние, дифференцированные на вдавленную шляпку диаметром 3–8 см и ножку, центральную или боковую; гименофор трубчатый с угловатыми пораами 2–3 на 1 мм; гифальная система мономитическая. Растет у основания стволов мертвых или усыхающих хвойных деревьев, на корнях и погруженной в почву древесине. Широко распространен в лесах Северного полушария, но встречается нечасто. В Европе рассматривается как южный [Ниемеля, 2001]. В России известен из Карелии, Самарской области, в ряде районов Урала, Сибири и Дальнего Востока [Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева и др., 2000; Степанова-Картавенко, 1967; Zhukoff, 1995; Любарский, Васильева, 1975; Спирин, 2003]. На территории Западной Сибири найден в Юганском заповеднике [Ставишенко, 2000б; Ставишенко, Мухин, 2002]. На березе вид отмечен в Южной Якутии [Михалёва, 1993].

Phellinaceae

***Fomitiporia punctata* (P. Karst.) Murrill. — *Phellinus punctatus* (Fr.) Pilát**

Базидиомы многолетние, распростертые, до 2,5 см толщиной; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на отмирающей и мертвой древесине, на сухостое, сухих, но неопавших ветвях многих лиственных пород, изредка на можжевельнике и сосне; гниль белая, активно развивающаяся. Мультирегиональный вид, обычный на всех континентах, в России распространен во всех лесных регионах [Бондарцева, Пармасто, 1986]. На территории Западной Сибири характеризуется как широтно-зональный эврибионт [Мухин, 1993], однако даже на основном субстрате — иве его оптимум смещен в южную часть региона. В Тюмени отмечен на 16 породах, преимущественно на кустарниках и интродуцентах, является абсолютным доминантом на ясене и лещине, обилие на иве, черемухе, сирени [Тюмень..., 2002].

На березе довольно редок. Известен на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в Эстонии [Пармасто, 1955], в европейской части России [Бондарцев, 1953; Стороженко, 2002], на севере до Карелии [Бондарцева и др., 2000], на Урале [Степанова-Картавенко, 1967], в Южном Зауралье [Растения..., 2003], Западной Сибири

[Мухин, 1993], в Прибайкалье [Петров, 1991], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975], в Узбекистане [Балтаева, 1993].

***Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson et Niemelä**

Полиморфный вид. Базидиомы многолетние, сидячие, до 20 см в диаметре; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на живых стволах дуба, изредка на каштане, лещине, сирени, клене и некоторых других лиственных породах; вызывает белую гниль. Мультирегиональный вид, распространенный в ареале дуба (*Quercus*), в России — преимущественно в неморальных лесах по югу лесной зоны от европейской части до Дальнего Востока [Бондарцева, Пармасто, 1986]. По данным Х.Г. Ганбарова [1989], гриб относится к числу самых медленно растущих в культуре.

Гриб обычно малохарактерен для березы. На Дальнем Востоке изредка встречается на березе Шмидта (юг Приморского края) и на березе каменной (о. Монерон) [Любарский, Васильева, 1975]. Для березы черной (болотной) в Северной Америке характерна форма *F. robusta*, иногда выделяющаяся как самостоятельный вид *Phellinus bakeri* (Murrill) A. Ames. [Larsen, Cobb-Pouille, 1990].

***Fuscoporia contigua* (Pers.: Fr.) G. Cunn.**

Многолетний, распростертый, толщиной до 1 см, с зачатками шляпок. Гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на древесине многих лиственных (белой акации, пробковом дубе, груше, клене, ольхе, черешне, самшите, ясене, облепихе), а также на хвойных; гниль белая, активная. Мультирегиональный южный вид. Распространен в Западной Европе, Америке, Северной Африке, Азии, Новой Зеландии; в России встречается на юге лесной зоны, преимущественно в ареале дуба (Европейская часть, Кавказ, Урал, Сибирь) [Бондарцева, Пармасто, 1986].

Гриб для березы малохарактерен; указывается на ней в Западной Европе [Creveld et al., 1983; Ryvarden, Gilbertson, 1994].

***Fuscoporia ferrea* (Pers.) G. Cunn.**

Базидиомы многолетние, распростертые, слоистые, по 3–4 мм в каждом слое; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на отмерших ветвях живых деревьев и валеже дуба, реже на березе, лещине, буке, ольхе, иве, сливе, кизиле, розе и других лиственных породах. Встречается на обработанной древесине; вызывает белую гниль. Мультирегиональный южный вид, распространенный в Западной Европе, Азии, Северной Америке, Африке, Австралии; встречается в Закарпатье, на Кавказе [Бондарцева, Пармасто, 1986].

Гриб на березе редок; указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], Китае [Dai, 1999].

***Fuscoporia ferruginosa* (Schrad.: Fr.) Murrill**

Базидиомы многолетние, широко распростертые; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на пнях и отмерших стволах лиственных пород (на лещине, клене, ольхе, ясене, дубе, буке, сливе, смородине, иве, липе, кизиле, самшите, боярышнике, черемухе), изредка на хвойных; гниль белая, малоактивная. Неморальный вид, распространенный в Евразии и Северной Америке; в России встречается преимущественно по югу лесной зоны от европейской части до Дальнего Востока, включая Камчатку [Бондарцев, 1953;

Бондарцева, Пармасто, 1986]. Рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. Гриб на березе довольно редок; указывается на ней в Западной Европе [Creveld et al., 1983; Ryvarden, Gilbertson, 1994], в европейской части России [Бондарцев, 1953] до Карелии [Бондарцева и др., 2000], на Южном Урале [Степанова-Картавенко, 1967], на Дальнем Востоке [Любарский, Васильева, 1975].

***Fuscoporia viticola* (Schwein.: Fr.) Murrill**

Базидиомы многолетние, распростерто-отогнутые, ширина шляпки до 10 см, отгиб до 2,5 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Обычен на валеже и пнях хвойных (чаще на сосне), изредка на лиственных (осина, дуб и др.); гниль белая. Циркумбореальный вид; в России распространен во всех лесных регионах [Бондарцева, Пармасто, 1986]. Рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000]. В Западной Сибири распространен во всей лесной зоне, где произрастает сосна, в лесотундре не отмечен [Мухин, 1993].

Гриб для березы малохарактерен; изредка встречается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994].

***Phellinus alni* (Bondartsev) Parmasto**

Базидиомы многолетние, сидячие, до 10 × 7 см, с закругленным краем и гладкой поверхностью, в начале развития имеют форму бугристого выступа; гименофор трубчатый, с порами по (3)4–5 на 1 мм; гифальная система димитическая. Растет на живых, усыхающих и усохших стволах ольхи, реже других лиственных пород. Распространен в Северном полушарии в ареале ольхи. Очевидно, встречается на *Betula* по всему ее ареалу [Parmasto, 1986; и др.]; указывается на *Betula platyphylla* на Дальнем Востоке [Larsen, Cobb-Pouille, 1990]. Вероятнее всего, является формой *Phellinus nigricans*, характерной для ранних стадий развития гриба и для субстратов с мягкой древесиной (*Alnus*) [Змитрович, Малышева, 2004].

***Phellinus cinereus* (Niemelä) M. Fisch**

Базидиомы многолетние, сидячие, копытообразные, с четким краем, поверхность пепельного цвета, переходящего в черный к основанию базидиомы; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на живых, усыхающих и усохших стволах лиственных пород. Распространен в Северном полушарии.

Гриб для березы характерен, встречается на ней практически по всему ее ареалу, особенно в Северной и Центральной Европе [Larsen, Cobb-Pouille, 1990; Бондарцева и др., 2000]. Ранее рассматривался как типовая форма *Ph. ignarius* s. l. на березе. Вероятнее всего, является формой *Ph. nigricans* для средних стадий развития гриба [Змитрович, Малышева, 2004].

***Phellinus everhartii* (Ellis et Gall.) A. Ames.**

Базидиомы многолетние, сидячие, величиной до 6 × 13 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Обычен на древесине дуба; гниль белая. Неморальный вид, распространенный в США и Канаде, где весьма обычен; указывается также в Узбекистане [Dai, 1999]. В России не найден.

Вид для березы малохарактерен, изредка встречается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Larsen, Cobb-Pouille, 1990]. Близок к *Ph. baumii* Pilát, распространенному на Дальнем Востоке.

Phellinus igniarius (L.: Fr.) Quél.

Центральный вид одноименного таксонокомплекса. Базидиомы многолетние, возрастом до 40–50 лет; сидячие, величиной до 25×16 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на живых, сухостойных и валежных стволах и пнях многих лиственных пород, особенно часто на иве; вызывает белую, активно развивающуюся гниль. Мультирегиональный вид, обычный на всех континентах; в России встречается во всех лесных регионах, в Субарктике составляет активное ядро ксиломикобиоты [Мухин, 1987], встречается в тундровой зоне — на кустарниках [Мухин, 1991; Арефьев, 2002г].

По данным Н.Т. Степановой и В.А. Мухина [1979], дереворазрушающая активность гриба в природном эксперименте с закладкой образцов в почву практически не проявилась; невелика она и в искусственных средах [Рипачек, 1967]. По данным Х.Г. Ганбарова [1989], скорость роста гриба в культуре средняя. На Урале гриб отмечается на второй — четвертой стадиях разложения ветровала березы, причем его относительная численность на четвертой стадии наиболее велика [И.В. Ставищенко, 2000в]. Н.В. Черемина [1995б] на основании лабораторных исследований относит гриб к ксеротолерантам, что явно не соответствует его гигрофильной специфике в природе.

Гриб указывается на березе практически по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Larsen, Cobb-Pouille, 1990; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1973, 1975, 1992; Бондарцева, Пармасто, 1986; Петров, 1991; Бондарцева и др., 2000; Любарский, Васильева, 1975; Жуков, 1978; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Никадимова, 1964; Михалёва, 1993; Стороженко, 2002; Исаева, Берлина, 2002; Сафонов, 2002; и др.]; в кустарниковых тундрах Ямала отмечен на *Betula nana* [Мухин, 1991]. На территории Западной Сибири вид распространен на березе повсеместно, однако к лесостепной зоне его численность на ней становится очень низкой. Вероятно, в отличие от *Inonotus obliquus*, относящегося к плакорному геоэкологическому элементу, этот стволовой паразит березы относится к пойменному элементу. В целом по региону доля *Phellinus igniarius* s. l. в данном ксиломикокомплексе составляет около 7 %. В Тюмени вид зафиксирован на четырех породах — чаще всего на иве, а также на березе, яблоне и клене.

Необходимо отметить, что часто, особенно в старых работах, под этим названием отмечаются все представители Ph. igniarius-комплекса (*Ph. igniarius* s. l.), ныне дифференцированного по трофическим предпочтениям, в котором данный вид долгое время рассматривался как типовая форма для ивы — *Ph. igniarius* f. *salicis* Bondartsev [Бондарцева, Пармасто, 1986]. Позднее Т. Ниемеля [Niemelä, 1975] подтвердил независимость *Ph. nigricans*, видовой статус получил и ряд других форм (*Ph. populicola*, *Ph. alni*, *Ph. cinereus* и др.), описания которых приводятся в данной сводке. В своей недавней работе И.В. Змитрович и В.Ф. Малышева [2004] на богатом фактическом материале пришли к выводу, что два последних вида являются возрастными и экологическими формами *Ph. nigricans*, обитающего на целом ряде бореальных пород, при этом *Ph. igniarius* s. str. на березе ими не указывается. Однако и приводимые этими авторами различия между *Ph. igniarius* s. str. и *Ph. nigricans* не являются абсолютными,

диагностические признаки этих видов, кроме породы-хозяина, в той или иной мере перекрываются.

***Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourdot et Galzin**

Базидиомы многолетние, распростертые, до 1 см толщиной; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на валеже лиственных пород, преимущественно на березе, реже на ольхе, крушине, дубе, иве и др.; гниль белая, пронизанная бурыми пленками мицелия. Мультирегиональный вид, распространенный на всех континентах, в России отмечается во всех лесных регионах. Встречается регулярно, но нечасто. На территории Западной Сибири характеризуется в качестве широтно-зонального эврибионта [Мухин, 1993].

На березе вид отмечен практически по всему ее ареалу [Gilbertson, Ryvarden, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1994; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, Пармасто, 1986; Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993; Любарский, Васильева, 1975; Núñez, Ryvarden, 2000; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Растения..., 2003], наиболее обилен в Северной Америке. В Западной Сибири распространен на березе повсюду, имея наибольшую численность в таежной зоне; в подтайге и лесостепи редок, тяготеет к заболоченным лесам; на севере (Тазовский п-ов) доходит до предела распространения древовидных форм березы. Вид наиболее многочислен в низкопроизводительных лишайниковых редколесьях северотаежной зоны [Арефьев, 2000a]. В целом по региону доля вида в *Betula*-комплексе составляет около 1 %. В Тюмени вид отмечен только на березе (единично).

По данным И.В. Ставишенко [2000в], на Урале гриб отмечен на второй стадии (по классификации Гордиенко [1979]) разложения ветровала березы.

***Phellinus lundellii* Niemelä**

Базидиомы многолетние, распростерто-отогнутые, отгиб шляпки до 2×3 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на древесине лиственных пород, особенно березы, ольхи, реже на клене, иве, рябине и др.; гниль белая. Бореально-монтанный вид, описанный первоначально в Европе; вероятно, широко распространенный в бореальных лесах России [Бондарцева, Пармасто, 1986]. Рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000].

На березе гриб обычен в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в европейской части России [Бондарцева, 1986, 1992; Лосицкая, 1999, 2000, 2002; Спирин, 2003], в Западной Сибири [Ставишенко, Мухин, 2002], в Восточной Азии [Núñez, Ryvarden, 2000], изредка встречается на ней в северной части Северной Америки [Gilbertson, Ryvarden, 1987]. В Западной Сибири отмечается на березе и ольхе, имея ценооптимум в северной части лесной зоны. Численность вида в целом по региону оценивается приблизительно в 1/10 численности *Ph. laevigatus*.

***Phellinus nigricans* (Fr.) P. Karst.**

Вид в составе *Phellinus ignarius*-комплекса. Базидиомы многолетние, сидячие, шириной до 14 см, треугольные в сечении, с растрескивающейся черной коркой; гименофор трубчатый, с мелкими порами по 5–7 на 1 мм, гифальная система димитическая. Типичная для вида форма соответствует поздним стадиям развития базидиомы [Змитрович, Малышева, 2004] или мелким субстра-

там, неблагоприятным экологическим условиям. Гриб развивается на лиственных породах, обычно на березе, реже на ольхе, рябине, дубе, орешнике, дубе; гниль белая. Первоначально описан в качестве европейского бореально-монтанного вида; очень широко распространен в бореальных лесах России, вероятно, встречается и в Северной Америке.

Гриб для березы характерен; указывается на ней в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в европейской части России [Бондарцева и др., 2000; Ниемея, 2001; Спирин, 2003], в Западной Сибири [Мухин, 1993], в Восточной Азии [Núñez, Ryvarden, 2000].

***Phellinus populicola* Niemelä**

Вид в составе *Phellinus igniarius*-комплекса. Базидиомы многолетние, сидячие, величиной до 15×10 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Поражает живые *Populus*; вызывает белую гниль с образованием некротических язв. Бореальный вид, указывается для Европы [Бондарцева, Пармasto, 1986].

Гриб для березы малохарактерен; отмечен на ней В.М. Лосицкой [1999] в Псковской области.

***Porodaedalea conchata* (Pers.: Fr.) Fiasson et Niemelä**

Полиморфный вид. Базидиомы многолетние, распростерто-отогнутые, до 12×4,5 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на живых и сухостойных стволах многих лиственных пород, особенно на иве козьей, а также на сирени, тополе, ольхе, вязе, буке, клене, жимолости, рябине, боярышнике, акации, ясене, осине и некоторых других; часто высоко на стволах; вызывает белую гниль. Обычный циркумбореальный вид, в России распространен от европейской ее части до Дальнего Востока [Бондарцева, Пармasto, 1986].

На территории Западно-Сибирской равнины гриб отмечен единично, на основании чего В.А. Мухин [1993] относит его к случайным для региона видам, не исключая его принадлежности к неморальным реликтам. При этом гриб указывается как обычный в Северной и Центральной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Ниемея, 2001], а также в северных и среднетаежных районах России [Бондарцева, Пармasto, 1986].

Гриб на березе редок [Larsen, Cobb-Pouille, 1990], указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], в Западной Европе [Ryvarden, Gilbertson, 1994], в Южной Якутии [Михалёва, 1993, 2009].

***Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Fiasson et Niemelä**

Базидиомы многолетние, распростерто-отогнутые, реже половинчатые, с отгибом до 5 см; гименофор трубчатый, с лабиринтовыми порами по 2–3 (6) на 1 мм; гифальная система димитическая. Развивается на отмерших ветвях, живых стволах и валеже хвойных пород, обычно *Picea*, *Larix* [Бондарцева, Пармasto, 1986]. Форма, развивающаяся на лиственнице, может быть выделена в самостоятельный вид *Porodaedalea niemelaii* (M. Fischer) comb. ined. *P. chrysoloma* вызывает ямчатую пеструю гниль (ситовину) — смешанный деструктивно-коррозионный тип гнили [Рабинович и др., 2001].

Мультирегиональный вид, широко распространенный в бореальных и горных хвойных лесах, в России встречается повсюду в районах произраста-

ния темнохвойных пород. Входит в состав *Porodaedalea pini*-комплекса; очевидно, часть находок *P. pini* на *Betula nigra* в Северной Америке следует отнести к *Porodaedalea chrysoloma* [Cerny, 1985], что подтверждается недавними исследованиями в Калифорнии [R.L. Gilbertson / Univ. Berkeley, Internet comm., 2003].

***Porodaedalea gilva* (Schwein.) comb. ined.**

Полиморфный вид [Бондарцев, 1953]. Базидиомы однолетние, зимующие, сидячие, до 6×9 см; гименофор трубчатый; гифальная система димитическая. Растет на сухостойных, изредка на живых стволах, пнях и валеже лиственных пород (дуб, береза, яблоня, граб, вяз, липа, орех монгольский), изредка на хвойных. Гниль коррозийная, пронизанная рыжими прослойками мицелия. Пантропический вид, проникающий в южные районы умеренной зоны; в России известен в Приморском крае [Бондарцева, Пармасто, 1986].

Гриб редок на березе, указывается на ней в Северной Америке [Gilbertson, Ryvarden, 1987], на юге Дальнего Востока России [Любарский, Васильева, 1975], в Китае [Dai, 1999].

***Porodaedalea pini* (Brot. Fr.) Murrill**

Таксон *P. pini* s. l. представляет собой слабо дифференцированный по некоторым морфологическим показателям и субстратным предпочтениям комплекс [Cerny, 1985], в котором в настоящее время выделено несколько самостоятельных видов (*P. chrysoloma*, *P. niemelaei*). Центральный вид комплекса *P. pini* s. str. образует многолетние сидячие треугольные в сечении базидиомы до 10×20 см. Гименофор состоит из толстостенных трубочек с довольно крупными порами неправильной формы, до лабиринтовидных, по 1–2 на 1 мм; гифальная система димитическая. Циркумбореальный вид, отмечен в Европе, Азии, Северной Америке, Северной Африке; в России встречается во всех лесных регионах [Бондарцева, Пармасто, 1986]. Стволовой паразит на хвойных (обычно на *Pinus*), в Америке указывается на лиственных породах (*Betula nigra*, *Crataegus*, *Acer*) [Cerny, 1985; Gilbertson, Ryvarden, 1987; Larsen, Cobb-Poulle, 1990]. Может развиваться высоко над землей. Вызывает коррозионную ямчатую гниль (ситовину). Дереворазрушающая активность гриба низкая (в 20 раз ниже, чем у *Fomitopsis pinicila*) [Н.Т. Картавенко, 1960]. По материалам В. Рипачека [1967], температурный оптимум *Porodaedalea pini* s. str. лежит в сравнительно низких пределах (20–24 °C). Однако В.А. Мухиным [1993] вид указывается в числе грибов, не способных расти при наиболее низких температурах и имеющих температурный минимум от 6 до 10 °C. По данным Б.П. Чуракова [1982], при рекреационных нагрузках зараженность грибом повышается, в то время как зараженность корневой губкой падает. В Карелии вид рассматривается в качестве показателя условно-коренных лесов [Бондарцева и др., 2000].

Гриб для березы малохарактерен, отмечен только на березе черной (речной) в Северной Америке.

Таким образом, для ксиломикокомплекса березы к настоящему времени известны около 160 видов афиллофороидных макромицетов, вполне соответствующих рамкам рассматриваемого филума. В данном разделе представлен достаточно широкий диапазон грибов по форме, размерам, консистенции, окраске

базидиом, текстуре их поверхности и строению гименофора, а также по эколого-физиологическим и биохимическим характеристикам; присутствуют виды с переходными в типологическом отношении характеристиками. Прослеживается весьма показательная в экоморфологическом плане система синонимов. Отмеченные на березе виды образуют значительную часть состава бореальной ксиломикобиоты и могут рассматриваться в ее контексте.

Глава 3

СУБСТРАТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

3.1. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СУБСТРАТНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Известно, что качество субстрата является одним из ведущих факторов, определяющих расселение дереворазрушающих грибов [Бондарцева, 1965, 1992; Гордиенко, 1979, 1986; Вахмистрова, 1987; и др.]. В частности, Г.А. Юпиной и Н.Г. Мусиным [1985], исследовавшими приволжские березняки, была показана неодинаковая заселенность грибами сухостоя, пней, валежника, а также приуроченность отдельных видов грибов к березовым субстратам разного размера и степени разложения древесины.

Сукцессионному аспекту заселения субстрата посвящено наибольшее число работ [Рипачек, 1967; Runge, 1969, 1975; Гордиенко, 1979; Lange, 1986, 1992; Арефьев, 1989; Ставищенко, 2000 в; и др.]. Разными авторами выделяется от трех до семи стадий (фаз) разложения древесины, которым свойственны определенные виды грибов, хотя последовательность этих видов не всегда одинаковая и не вполне четкая. Более определенные ряды выстраиваются при фиксации развития базидиом грибов-сукцессоров на базидиомах их предшественников, при этом обнаруживаются устойчивые сукцессионные пары видов [Renwall, Niemelä, 1992]. Считается, что по ходу сукцессии в нее включаются все более слабые дереворазрушители, способные развиваться на древесной корке, в лесной подстилке и даже в почве.

Исследования, проведенные нами в южной части лесной зоны Западно-Сибирской равнины (12 740 заселенных грибами древесных субстратов) [Арефьев, 1986, 1997в, 1998б], позволили выяснить специализацию важнейших видов макромицетов по отношению к состоянию и размеру субстрата. В экологической модели ксиломикокомплекса такие виды выступают в качестве своеобразных реперов, к которым могут быть «привязаны» прочие близкие к ним по тем или иным характеристикам виды, специфика которых в силу их малочисленности не вполне ясна.

По данным табл. 2, грибы *Trametes versicolor* и *T. ochracea* в 93 % случаев отмечены на разных механически поврежденных субстратах, главным образом на порубочных пнях (74 %), т.е. на сравнительно крупномерной стволовой древесине. При этом они довольно обычны и на меньших по размеру поврежденных

Таблица 2

Встречаемость некоторых дереворазрушающих грибов на разных категориях березовых субстратов в южной части лесной зоны, %

Вид гриба	Усохшие на корню				Механически поврежденные (раневые)					Живые
	схв	схс	свл	всего	рп	рв	бур	пк	всего	
<i>Trametes ochracea</i> + <i>T. versicolor</i>	—	3,9	3,4	7,2	73,6	7,7	10,9	0,6	92,8	—
<i>Irpex lacteus</i>	—	10,2	10,2	20,4	18,4	49,0	12,2	—	79,6	—
<i>Steccherinum ochraceum</i>	1,2	18,0	63,9	83,2	3,7	3,6	9,2	0,6	16,8	—
<i>Piptoporus betulinus</i>	2,8	71,8	21,9	96,4	0,6	0,5	2,3	0,1	3,6	—
<i>Inonotus obliquus</i>	—	25,9	25,2	51,1	4,8	0,7	21,1	—	26,7	22,2

Примечание. схв — суховершинные, схс — сухостойные, свл — валежные, производные из сухостойных, рп — порубочные пни, рв — порубочные вершины, бур — бурелом,.pk — поврежденные деревья, стоящие на корню.

субстратах, вплоть до ветвей, изредка встречаются на повреждениях растущих деревьев (<1 %) в качестве раневых паразитов или, скорее, эпифитов, поскольку в таких случаях имеют очень ограниченную локализацию. Способны они развиваться и на усохших деревьях (7 %), обычно проникая в них по ходам березового лубоеда или других насекомых-ксилобионтов. Заметно меньшей встречаемостью на механически поврежденных субстратах отличается *Irpex lacteus* (80 %), к тому же он характерен не для пней, а для ветвей в вершинах срубленных деревьев (49 %).

По сравнению с предыдущими видами большая часть находок *Piptoporus betulinus* и *Steccherinum ochraceum* приходится на усохшие на корню деревья с цельной корой (соответственно 96 и 83 %). При этом первый вид характерен прежде всего для сухостоя (72 %), а второй — для производного от сухостоя валежника (64 %), образующегося в результате разложения древесины и слома утратившего прочность ствола. Оба эти вида, особенно *P. betulinus*, иногда отмечаются на еще живых суховершинных деревьях или на усохших ветвях растущих деревьев, но не распространяются с них на живые ткани, если дерево сохраняет или восстанавливает активный рост. Встречаются они и на механически поврежденных субстратах, чаще в кронах крупных буреломных деревьев, усыхание которых происходит медленно вследствие инерции состояния сломленного ствола, возрастающей в связи с его объемом; части таких субстратов, как бы «укорененные» в ствол, по своим свойствам близки к сухостою. Чаще всего березовый сухостой постепенно распадается на отдельные фрагменты в течение ряда лет, начиная с вершины, или дробится при падении, если ствол переламывается у основания. Теряя свою целостность, в фазе валежника он становится в определенной степени подобным изначально механически поврежденным субстратам. Поэтому грибы, характерные для этой фазы, в частности *Steccherinum ochraceum*, более обычны на изначально раневых субстратах (17 %), чем приуроченный к свежему цельнокорому сухостою *Piptoporus betulinus* (3,6 %).

Стволовой паразит *Inonotus obliquus* первоначально способен развиваться только в живых деревьях, образуя на них бесплодные наросты и вызывая центральную гниль. Однако на эту фазу развития гриба приходится только

22 % случаев его обнаружения. Значительно чаще его можно найти уже после гибели дерева: на сухостое, валежнике или буреломных стволах, сломленных вследствие развития гнили, где он в течение первых лет образует настоящие базидиальные плодоношения (отмечены случаи возобновления таких базидиом на субстрате в течение 4 лет). Судя по тому, что вид чаще обнаруживается на субстратах, усохших на корню (51 % случаев), чем на сломленных при жизни (27 %), можно предположить, что по происхождению он близок к грибам, разрушающим цельнокорые субстраты, прежде всего усохшие ветви живых деревьев, через которые возможно проникновение гнили внутрь ствола.

Исследование локализации базидиом ряда видов на 300 субстратах березы, проведенное в лесопарке Тюмени (табл. 3), показало, что виды, характерные для целостных субстратов (*Piptoporus betulinus*, *Fomes fomentarius* и др.), даже развиваясь на механически поврежденных субстратах, занимают цельнокорые их части. Виды, характерные для поврежденных субстратов (*Trametes versicolor*, *Lenzites betulina*), развиваются преимущественно на обнаженной древесине и в ближайшей от нее области. Некоторые из них (*Bjerkandera adusta*, *Stereum hirsutum*), внедряясь через поврежденные ветви, способны по их сосудистой системе распространяться в неповрежденные части срубленного ствола, образуя базидиомы в следах давно усохших ветвей на значительной протяженности ствола. Благодаря этой способности в посадках дуба и некоторых других интродуцентов данные виды в условиях Тюмени становятся настоящими стволовыми паразитами. Виды, свойственные как механически поврежденным, так и цельнокорым березовым субстратам (*Irpex lacteus* и др.), обычно заселяют тонкие усохшие ветви, обгорелые участки ствола или стволы, утратившие целостность в ходе разложения; чаще всего они встречаются в открытых местообитаниях и нарушенных лесах.

В табл. 4 проведена ординация грибов по показателю взвешенной доли вида на механически поврежденных субстратах. Поскольку этот показатель

Таблица 3

Локализация базидиом дереворазрушающих грибов на березовых субстратах в окрестностях Тюмени, %

Вид	Обнаженная древесина	Ветви	Следы ветвей	Гладкая кора	Трещиноватая кора	Горелая кора
<i>Piptoporus betulinus</i>	—	—	—	95	5	—
<i>Daedaleopsis confragosa</i> s. l.	—	2	3	85	10	—
<i>Fomes fomentarius</i>	—	—	2	69	29	—
<i>Fomitopsis pinicola</i>	4	—	4	68	24	—
<i>Trichaptum biforme</i>	4	4	24	37	28	2
<i>Stereum subtomentosum</i>	20	5	20	25	5	25
<i>Irpex lacteus</i>	7	7	4	56	15	11
<i>Datronia mollis</i>	29	18	18	35	—	—
<i>Stereum hirsutum</i>	37	7	21	21	7	7
<i>Trametes versicolor</i>	56	7	3	11	23	—
<i>Lenzites betulina</i>	78	3	1	7	11	—
<i>Bjerkandera adusta</i>	21	12	15	21	28	3
<i>Cerrena unicolor</i>	17	—	—	7	76	—

Примечание. Доля субстратов с данной локализацией от общего числа субстратов с базидиомами данного вида.

Таблица 4

Взвешенная доля встреч вида на механически поврежденных березовых субстратах

Вид	%	Вид	%
<i>Piptoporus betulinus</i>	5	<i>Tyromyces chioneus</i>	59
<i>Inonotus radiatus</i>	6	<i>Irpex lacteus</i>	60
<i>Hapalopilus rutilans</i>	8	<i>Datronia mollis</i>	65
<i>Daedaleopsis confragosa</i> s. l.	13	<i>Trametes cervina</i>	67
<i>Steccherinum murashkinskyi</i>	13	<i>Trametes pubescens</i>	70
<i>Phellinus laevigatus</i>	14	<i>Ganoderma lipsiense</i>	74
<i>Ph. igniarius</i> s. l.	18	<i>Schizophyllum commune</i>	79
<i>Gloeoporus dichrous</i>	22	<i>Stereum hirsutum</i>	80
<i>Oxyporus corticola</i>	22	<i>Cerrena unicolor</i>	83
<i>Steccherinum ochraceum</i>	23	<i>Cylindrobasidium evolvens</i>	84
<i>Plicatura crispa</i>	25	<i>Bjerkandera adusta</i>	86
<i>Fomitopsis pinicola</i>	29	<i>Chondrostereum purpureum</i>	90
<i>Fomes fomentarius</i>	32	<i>Trametes gibbosa</i>	94
<i>Trichaptum bifforme</i>	31	<i>T. versicolor</i> + <i>T. ochracea</i>	95
<i>Stereum subtomentosum</i>	40	<i>T. hirsuta</i>	97
<i>Laxitextum bicolor</i>	45	<i>Coriolopsis trogii</i>	98
<i>Inonotus obliquus</i>	44	<i>Lenzites betulina</i>	98
<i>Merulius tremellosus</i>	55		

определяется сохранностью барьерной функции коры, можно сказать, что виды распределены на градиенте барьерно-субстратного фактора. Построенный ряд равномерно охватывает практически весь диапазон показателя (от 5 до 98 %). Условно выделив в нем три градации, можно соотнести с ними три барьерно-субстратные группировки (гильдии) видов [Арефьев, 2002ж].

Виды со значением показателя от 0 до 33 % (*Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Hapalopilus rutilans*, *Trichaptum bifforme*, *Daedaleopsis confragosa* s. l., *Inonotus radiatus*, *Phellinus laevigatus*, *Fomitopsis pinicola*, *Steccherinum murashkinskyi*, *S. ochraceum*, *Oxyporus corticola*) развиваются на усохших в цельнокором состоянии субстратах (сухостое и производном от него валежнике). Виды со значением показателя от 67 до 100 % (*Lenzites betulina*, *Coriolopsis trogii*, *Trametes versicolor*, *T. ochracea*, *T. hirsuta*, *T. gibbosa*, *Bjerkandera adusta*, *Cerrena unicolor*, *Chondrostereum purpureum* и др.), как правило, занимают механически поврежденные субстраты (порубочные, бурелом).

Промежуточная группа с показателем от 34 до 66 % включает виды, встречающиеся в широком диапазоне субстратов, но относительно чаще прочих развивающиеся на ветвях или на обгорелых стволах (*Laxitextum bicolor*, *Stereum subtomentosum*, *Irpex lacteus*, *Datronia mollis*). В условиях конкуренции они получают преимущество при заселении древесины через ослабленные или специфические барьеры: тонкую слаборазвитую или поврежденную огнем кору, обугленную древесину. Эту третью группу грибов можно характеризовать как зону постепенного перехода между двумя их основными субстратными группами в рамках единого барьерно-субстратного континуума. Следует отметить, что наиболее типичные стволовые паразиты березы по этому показателю попали в первую (*Phellinus igniarius* s. l. — 18 %) или в промежуточную группу (*Inonotus obliquus* — 44 %).

Приведенные данные и многочисленные наблюдения показывают значительную дифференциацию ксиломикокомплекса на уровне микоценоэчейки как по характерной локализации разных видов в пределах субстрата, так и по особенностям проникновения в древесину. Виды, характерные для цельнокорых мертвых субстратов, которые обычно образуются вследствие конкурентного усыхания угнетенной части древостоя, и проникающие через естественные перфорации коры, ниже обозначены как «транскортикальные» (в более ранних наших работах использован термин «поровые»). Виды, проникающие в древесину через механически поврежденные, лишенные коры участки и характерные для субстратов с прижизненно разорванной корне-лиственной связью (сломленных по естественным причинам или срубленных), обозначены как «некортискальные», или «раневые». Виды промежуточной группы обозначены как «семикортикальные». Типичные стволовые паразиты, вызывающие хронические центральные гнили березы (*Phellinus igniarius* и др.), в этом плане не составляют отдельную группу, а находятся в диапазоне между транскортикальными и семикортикальными грибами.

Виды грибов, осуществляющие первые стадии разложения древесины (примерно до 7 лет), обозначены ниже как «первичные»; виды, характерные для сильно разложившейся древесины и сохраняющиеся до 15 лет и более, — как «вторичные». К первичным нами отнесены и так называемые «пионерные» виды (в частности, *Chondrostereum purpureum*, *Cylindrobasidium evolvens*), которые появляются вскоре после повреждения дерева и редко сохраняются более двух лет, используя для питания преимущественно протопласт клеток древесины и коры [Давыдкина, 1974]. Четкой грани между выделенными группами грибов нет, и их координация является одной из задач настоящего исследования.

3.2. ОСОБЕННОСТИ СУБСТРАТНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ГРИБОВ НА ДРЕВЕСИНЕ БЕРЕЗЫ

Березовые субстраты очень разнятся по своему качеству, что находит отражение в составе ассоциированных с ними дереворазрушителей, образующих специфические группировки внутри ксиломикокомплекса. Эти различия выражены сильнее, чем у других пород (табл. 5), что во многом определяется уникальными свойствами березовой коры (бересты): плотностью, прочностью, непроницаемостью, стойкостью к разложению, способностью длительно сохраняться после гибели дерева и заключать в себе его древесину как в реторте. Нарушение целостности коры влечет за собой принципиальные изменения условий инокуляции и ксилолиза. Особенно четко это проявляется при механических повреждениях — в местах расчленения ствола и на окоренной древесине. Частичное или полное нарушение свойств коры происходит также под действием огня. Поврежденная кора во многом аналогична слаборазвитой коре молодых побегов березы, на которых береста еще не сформировалась, поэтому и на горелых стволах березы обычны грибы, характерные для кустарников. Обычно с увеличением размеров субстрата возрастает разнокачественность его частей и отдельных локусов, увеличивается диапазон барьерно-субстратного градиента. Так, крупные валежные березы могут сочетать в себе обгорелую в результате

Таблица 5

Сходство состава грибов, развивающихся на разных категориях субстратов, для ряда древесных пород в Тюмени

Древесная порода	Коэффициент Чекановского, %		
	механически поврежденные — усохшие	механически поврежденные — растущие	усохшие — растущие
Местные			
Береза	40	2	3
Ольха	43	—	—
Осина	46	5	17
Клен*	48	20	17
Яблоня*	49	23	18
Липа	56	53	38
Ива	68	36	35
Черемуха	62	—	—
Тополь	72	—	—
Боярышник	82	—	—
Интродуценты			
Вяз	39	20	52
Лещина	55	25	62
Церападус	63	44	45
Сирень	65	54	64
Бархат	71	36	33
Дуб	74	57	60
Ясень	78	72	50
Карагана	79	68	90

* Наиболее натурализовавшиеся вселенцы.

низового пожара комлевую часть, в которой часто развиваются стволовые паразиты; вследствие воздействия этих факторов происходит прижизненный слом ствола с образованием механически поврежденных локусов как в основании ствола, так и в сломленных при падении дерева ветвях; при этом большая часть ствола и ветвей сохраняет целостность коры и, имея значительный внутренний ресурс, погибает в режиме медленного усыхания, сходного с усыханием угнетенных деревьев на корню. На таких субстратах регистрируется до 20 видов афиллофороидных макромицетов, заселяющих соответствующие локусы в порядке сукцессии. При отнесении подобного субстрата к одной определенной категории (в данном случае валежник механического происхождения) разнообразие качеств не учитывается, но оно прослеживается в видовом составе грибов.

Расчет коэффициента Чекановского (см. табл. 5) показывает, что сходство состава грибов на цельнокорых и нарушенных березовых субстратах в условиях Тюмени составляет 40 %, что ниже, чем у других пород [Арефьев, 2002е; Тюмень..., 2002].

Сходство в отношении состава грибов между этими двумя категориями субстратов, с одной стороны, и растущими деревьями — с другой, у березы минимально (2–3 %), т.е. эти субстратные группировки внутри данной консорции максимально дифференцированы. У ольхи и осины сходство состава грибов на разных категориях мертвых субстратов уже более высокое (соответственно до 43 и 46 %). Как правило, еще выше оно у интродуцированных пород, наименее адаптированных к местным условиям, в частности у дуба, сирени, бархата, ясени; у успешно натурализующихся в Тюмени интродуцентов (клена ясенелистного, яблони) это сходство уменьшается. Показательно, что у интродуцентов сходным набором грибов осуществляются не только разные сапротрофные пути разложения древесины, но и патогенный (см. табл. 5). Очевидно, сильная дифференциация ксиломикокомплекса по категориям субстратов, в частности наличие в нем специализированных паразитических видов, является признаком долголетия и высокой устойчивости древесного детерминанта.

Слабая специализация грибов по отношению к жизненному состоянию субстрата характерна для большинства кустарников (карагана — 79 %, боярыш-

ник — 82 %), включая местные. Из-за малых размеров число экологических ниш в образуемом ими отпаде минимально, автономность внутреннего гидротермического режима не выражена или выражена слабо, поэтому развитие грибов определяется главным образом внешними условиями и видоспецифичностью субстрата. Из-за краткого жизненного цикла большинства кустарников и соответственной слабости фунгистатических механизмов даже растущие кустарники поражают главным образом обычные на них сапротрофные виды, переходящие к факультативному паразитизму. На произрастающих в поймах ивах, развивающихся в специфических условиях затопления, напротив, для субстратов любого виталитета характерен стволовой паразит *Phellinus igniarius*, становящийся факультативным сапротрофом. По сути, аналогичная ситуация наблюдается и в низкобонитетных березняках Крайнего Севера, когда на ранних стадиях роста транскортикальные виды в силу жестких климатических условий практически отсутствуют, а на старых деревьях всех барьерно-субстратных категорий преобладают развивающиеся изнутри стволовые паразиты.

3.3. ШИРОТНО-ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СУБСТРАТНЫХ ГРУППИРОВОК КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА И ИХ ИНДИКАТОРНЫЕ СВОЙСТВА

Некоторые факторы внешней абиотической среды, прежде всего гидротермический, относятся к ведущим при формировании грибной биоты [Томилин, 1964; Бондарцева, 1965; Паламарчук и др., 1976; и др.]. Это очевидно уже при достаточно контрастных сопоставлениях самого общего уровня, при этом внешние факторы могут действовать и опосредованно, определяя качество древесных субстратов и лесной среды. Весьма закономерным проявлением такого воздействия является широтная дифференциация ксиломикобиоты, некогда отмеченная Н.Т. Степановой [1969] на Урале.

По исследованиям В.А. Мухина [1993], биота афиллофороидных грибов Западной Сибири характеризуется еще более выраженной широтно-зональной дифференциацией как во флористическом, так и в ценотическом аспектах. Ее зонирование в целом соответствует лесорастительному зонированию территории [Комплексное районирование..., 1980], что показывает зависимость параметров ксиломикобиоты от комплекса зональных факторов, в частности от зональных особенностей лесного покрова и его антропогенной трансформации. Наши данные по широтно-зональному распространению грибов на древесине березы в Западной Сибири (табл. 6) в целом соответствуют зонально-экологической характеристике видов, составленной В.А. Мухиным [1993] по всей совокупности трофических гильдий. Существуют и некоторые особенности, к числу которых относится, в частности, гипоарктический характер распространения на березе заборного гриба *Gloeophyllum sepiarium*, на хвойных породах обычного повсюду. Однако такие особенности при всей их показательности отмечаются у сравнительно редких для данного ксиломикокомплекса видов и еще не свидетельствуют о его принципиальной зонально-типологической исключительности: закономерности широтно-зональной дифференциации *Betula*-комплекса и ксиломикобиоты в целом практически тождественны [Арефьев, 2001в].

Таблица 6

Широтно-зональное распределение активных видов *Betula*-ксиломикокомплекса на территории Западно-Сибирской равнины, %

Вид гриба	Зона и подзона							В целом
	лесо- тундра	редко- лесья	северная тайга	средняя тайга	южная тайга	подтайга	лесо- степь	
<i>Bjercandera adusta</i>	0,67	0,58	0,98	3,16	6,08	8,82	4,90	4,90
<i>Cerrera unicolor</i>	11,88	3,38	3,50	0,84	2,98	4,85	2,89	3,80
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	1,47	2,38	2,75	2,55	6,34	8,58	10,29	5,76
<i>Datronia mollis</i>	0	0	0,05	0,16	1,07	0,34	0,18	0,28
<i>Fomes fomentarius</i>	8,28	25,07	29,51	37,90	27,86	29,12	26,59	28,83
<i>Fomitopsis pinicola</i>	0,07	1,11	2,42	8,20	8,28	2,40	1,89	3,67
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	0,40	0,31	0,16	0,06	0	0	0	0,08
<i>Gloeoporus dichrous</i>	3,60	2,61	1,34	0,78	0,20	0,29	0,99	0,94
<i>Hapalopilus nidulans</i>	0,27	1,04	0,52	0,37	0,26	0,19	0,93	0,42
<i>Irpex lacteus</i>	0,13	0,42	0,67	0,18	0,58	0,40	0,66	0,45
<i>Lenzites betulina</i>	0,07	0	0,21	0,80	2,06	2,41	1,02	1,31
<i>Oxyporus corticola</i>	0	0	0	0,04	1,77	3,71	5,50	2,01
<i>Piptoporus betulinus</i>	9,15	30,83	18,20	12,06	6,98	7,04	4,27	11,39
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i>	0,07	0,27	0,21	0,06	0	0	0	0,07
<i>Skeletocutis nivea</i>	0	0	0	0,04	0,23	0,12	0,30	0,10
<i>Trametes cervina</i>	0,13	0,04	0,02	0,04	0,03	0,09	0	0,05
<i>Trametes gibbosa</i>	0	0	0	0	1,36	0,52	0,48	0,37
<i>Trametes hirsuta</i>	0,07	0	0,02	0	0,23	0,13	0,09	0,08
<i>Trametes ljubarskyi</i>	0	0	0	0	0	0,02	0	0,01
<i>Trametes pubescens</i>	0,67	0,23	0,34	0,19	0,20	0,17	0,21	0,24
<i>Trametes trogii</i>	0	0	0	0,04	0,03	0,13	0,27	0,08
<i>Trametes versicolor</i>	6,14	2,54	4,03	3,17	5,18	9,29	4,54	6,03
<i>Trichaptum biforme</i>	0	0,27	5,06	8,98	8,66	5,33	10,62	6,04
<i>Tyromyces chioneus</i>	0,13	0,08	0,10	0,16	0,06	0,07	0,24	0,11
<i>Chondrostereum purpureum</i>	2,94	0,23	0,39	0,02	0,14	0,87	0,09	0,55
<i>Cylindrobasidium evolvens</i>	1,40	0,73	0,85	0,66	0,64	0,87	0,42	0,78
<i>Laxitextum bicolor</i>	0	0	0,20	0,06	0,06	0,08	0,33	0,11
<i>Phlebia tremellosa</i>	0,73	0,65	0,52	0,41	0,98	0,98	0,78	0,75
<i>Plicatura nivea</i>	0,20	0	0	0	0	0	0	0,01
<i>Plicaturopsis crispa</i>	0	0	0,03	0,06	0,90	0,96	1,02	0,54
<i>Steccherinum murashkinskyi</i>	0	0	0	0,17	0,32	0,91	0,18	0,41
<i>Steccherinum ochraceum</i>	0,27	0,12	0,72	1,25	1,97	3,36	1,44	1,85
<i>Stereum hirsutum</i>	3,67	1,85	3,11	2,24	2,78	1,94	1,83	2,42
<i>Stereum subtomentosum</i>	0	0	0,18	0,29	3,10	2,10	11,04	2,20
<i>Hymenochaete tabacina</i>	0	0	0,08	0,06	0,03	0	0	0,03
<i>Inonotus obliquus</i>	19,96	7,30	5,70	2,84	2,52	2,16	4,27	4,30
<i>Inonotus radiatus</i>	5,74	0,58	0,47	0,23	0,17	0,20	0	0,50
<i>Inonotus rheades</i>	0	0	0	0	0,03	0	0	0
<i>Phellinus ignarius</i>	20,89	16,65	15,21	9,62	2,92	0,43	0,18	6,81
<i>Phellinus laevigatus</i>	0,80	0,65	2,26	1,95	0,98	0,08	0,06	0,92
<i>Pycnoporellus fulgens</i>	0	0	0	0	0,17	0,01	0,03	0,02
<i>Ganoderma lipsiense</i>	0,13	0	0,10	0,18	0,96	0,66	0,66	0,44
<i>Schizophyllum commune</i>	0	0	0	0	0,43	0,23	0,66	0,19
<i>Climacodon septentrionalis</i>	0	0	0	0	0,03	0,03	0,12	0,03
Всего...	100	100	100	100	100	100	100	100

Интересно проанализировать полученные результаты в плане изыскания простейших способов оценки лесорастительных условий и состояния леса, что можно сделать при сопоставлении структуры конкретного ксиломикокомплекса (ценокомплекса, входящих в него группировок) со спектром зональных ксиломикокомплексов, выявленных по всей совокупности исследованных на территории Западной Сибири участков (табл. 7). Рассмотренный метод ориентирован на практическое использование в экологическом мониторинге: как в условиях воздействия на лес нефтегазового комплекса Тюменской области [Экология, 1997; Чижов, 1998; Гашев, 2000], где он показал хорошие результаты, так и в иных условиях [Арефьев, 2004].

Следует отметить, что хорошие результаты дала и оценка антропогенной дигрессии леса, проведенная при сопоставлении *Betula*-ценокомплексов из импактных массивов зеленой зоны Тюмени с эталонным ценомикокомплексом из

Таблица 7

Относительная численность активных видов афиллофороидных макромицетов в зональных совокупностях ценогруппировок *Betula*-комплекса на территории Западной Сибири, %

Функциональная группа грибов	Лесотундра	Гипоарктические редколесья	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Лесостепь
Стволовые виды							
<i>Gloeoporus dichrous</i>	13,0	6,2	4,3	2,9	0,7	1,0	2,5
<i>Inonotus obliquus</i>	27,8	10,7	9,9	4,6	5,6	5,6	11,3
<i>Phellinus igniarius</i> s. l.	39,7	28,6	26,4	15,7	6,5	1,1	0,5
<i>Fomes fomentarius</i>	18,1	51,3	51,3	60,3	61,8	75,9	65,9
<i>Fomitopsis pinicola</i>	0,2	2,3	4,2	13,1	18,4	6,3	5,1
<i>Oxyporus corticola</i> s. l.	0	0	0	0	4,0	9,7	14,2
Прочие	1,2	0,9	3,9	3,4	3,1	0,4	0,5
Всего...	100	100	100	100	100	100	100
Вершинные виды							
<i>Inonotus radiatus</i>	23,9	1,5	1,7	0,9	0,6	0,7	0,0
<i>Piptoporus betulinus</i>	59,9	87,5	63,7	45,8	23,8	24,1	11,0
<i>Daedaleopsis confragosa</i> s. l.	9,8	5,9	9,6	9,6	21,5	29,5	24,0
<i>Trichaptum biforme</i>	0	0,9	17,7	34,1	29,5	18,4	26,2
<i>Stereum subtomentosum</i>	0	0	0,6	1,1	10,6	7,3	27,7
<i>Steccherinum ochraceum</i>	2,0	0,2	2,5	4,8	6,7	11,5	3,9
Прочие	4,4	4,0	4,2	3,7	7,3	8,5	7,2
Всего...	100	100	100	100	100	100	100
Раневые виды							
<i>Chondrostereum purpureum</i>	11,2	2,1	2,5	0,2	0,6	2,7	0,5
<i>Cylindrobasidium evolvens</i>	4,6	6,7	5,5	5,5	2,5	2,7	2,2
<i>Stereum hirsutum</i>	13,0	16,5	20,0	18,5	10,7	5,9	9,3
<i>Cerrina unicolor</i>	37,9	29,8	22,5	6,5	11,5	14,7	14,4
<i>Trametes versicolor</i>	22,1	22,8	25,9	25,6	20,0	28,3	22,8
<i>Bjerkandera adusta</i>	2,5	5,3	6,3	24,5	23,4	26,8	23,3
<i>Lenzites betulina</i>	0,3	0,0	1,4	6,6	7,9	7,3	5,2
<i>Trametes gibbosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	5,2	1,6	2,2
Прочие	8,4	16,8	15,9	12,6	18,2	10,0	20,1
Всего...	100	100	100	100	100	100	100

типологически близкого к ним естественного массива леса [Арефьев, 2000г]. Были рассмотрены также расчетные показатели дигрессии леса по соотношению численности функциональных групп грибов, представленных в ценокомплексах [Арефьев, 2000г, 2001д, е, 2002д].

В настоящей работе в составе *Betula*-комплекса выделено три функциональные группировки (гильдии) грибов: 1) стволовые транскортикальные и паразитические; 2) веточно-вершинные транскортикальные; 3) ранево-рудеральные. Их раздельное рассмотрение позволяет избежать подбора «прочих равных» и неопределенности, возникающей при сопоставлении разнотипных ксиломикоценозов.

Широотно-зональные закономерности смены активных видов (>5 % численности) в функциональных группировках *Betula*-комплекса видны значительно более четко (см. табл. 7), чем при подобном рассмотрении комплекса в целом. Изменение ценотической роли видов от зоны к зоне происходит, как правило, постепенно, при этом ряд эврибионтных видов (*Inonotus obliquus*, *Fomes fomentarius*, *Trametes versicolor* и др.) сохраняет активный статус во всех природных зонах.

Для сопоставления с зональными совокупностями *Betula*-комплекса взяты *Betula*-ценокомплексы различных лесных массивов природного парка «Нумто» (верховья рек Казым и Надым) [Арефьев, 2008; Валеева и др., 2008], по лесорастительному зонированию находящемуся на стыке северной тайги и предтундровых лесов (гипоарктических редколесий) [Комплексное районирование..., 1980]. В табл. 8 даны основные таксационные характеристики массивов, а также индекс дигрессии леса, рассчитанный по соотношению численности функциональных группировок видов в *Betula*-ценокомплексах [Арефьев, 2001е].

Таблица 8

Характеристика обследованных лесных массивов природного парка «Нумто»

№ участка	Местонахождение	Состав и тип леса	Бонитет	Возраст	Сомкнутость	Дигрессия	Примечание
1	Окрестности оз. Мувенглор	СК кч-зм	V	сп	0,6–0,7	0,26	Заболоченный Элементы заболачивания Приозерный ленточный, заболачивание
2	Верховья р. Казым	Б тр-бол	V	пр	0,7	0,27	
3	Верховья р. Ай-Надым	Б тр-бол	Va	прст	0,6	0,24	
4	Верховья р. Левая Хетта	Б тр-мш	Va	сп	0,5	0,30	
5	Побережье оз. Нумто	БК чр-мш	Vб	прст	0,3–0,5	0,30	Приозерный Ленточный Заболоченный Элементы заболачивания
6	Побережье оз. Хехалян	С-К мш	Va–Vб	прст	0,3–0,5	0,26	
7	Верховья р. Казым	КБ мш-кч	Va	сп	0,5	0,27	
8	Верховья р. Левая Хетта	С лш-бр	Va	сп	0,5	0,12	
9	Верховья р. Казым	С лш-бр	Va–V	сп	0,6	0,30	Вблизи поселка Вырубка Выборочная вырубка Горельник
10	Окрестности оз. Нумто	С кч-лш	Vб	сп	0,4	0,37	
11	Окрестности оз. Нумто	С кч-лш	Vб	мол	0,4	0,61	
12	Пос. Нумто	Б мш-чр.	Va	сп	0,3–0,7	0,95	
13	Окрестности оз. Нумто	С лш-бр	Va	мол	0,3	0,86	

Примечание: тр — травяной, тр-бол — травяно-болотный, кч — кустарничковый, бр — брусничный, чр — черничный, мш — мшистый, зм — зеленомошный, лш — лишайниковый; мол — молодняк, сп — средневозрастный, пр — приспевающий, сп — спелый, прст — перестойный; Б — береза; С — сосна; К — кедр (сосна кедровая сибирская); СК, БК, КБ — смешанные древостои с участием этих пород, первой указывается преобладающая порода.

На основе последовательного расчета показателей сходства каждого цено-комплекса и его функциональных ценогруппировок с зональными совокупностями (от лесотундровой до лесостепной) построены зонально-ценотические спектры сходства (рис. 2–5). В качестве показателей сходства были использованы коэффициент корреляции r^2 и коэффициент Сьеренсена — Чекановского [Миркин и др., 1989], выявившие сходные закономерности, однако первый изображает их рельефнее.

Результаты анализа показывают, что большинство *Betula*-микоценокомплексов (обобщенных ценогруппировок) парка «Нумто» имеют максимальное сходство с зональной совокупностью гипоарктических редколесий или с совокупностями гипоарктических редколесий и северной тайги в равной мере (рис. 2). Ценокомплексы наиболее производительных (бонитет V) лесов парка (уч. 1, 2) имеют максимальное сходство с зональными совокупностями северной и средней тайги в равной мере. Ценокомплекс угнетенного ленточного криволеся, произрастающего по берегу оз. Нумто (уч. 5), имеет максимальное сходство с совокупностью гипоарктических редколесий и лесотундры в равной мере. Наконец, ценокомплекс, сформировавшийся в антропогенно трансформированном древостое на окраине пос. Нумто (уч. 12), характеризуется наибольшим сходством с лесотундровой совокупностью *Betula*-комплекса. В обе стороны от максимума спектральных кривых сходство постепенно уменьшается, однако для грибных ценокомплексов из наиболее производительных массивов прослеживается довольно высокое сходство (0,5–0,4) даже с подтаежным и лесостепным комплексами.

В целом максимальное сходство ценокомплексов парка с лесотундровой зональной совокупностью отмечено в 1 случае, с гипоарктической — в 10, с северо-таежной — в 7, со среднетаежной — в 2, т.е. исследованная территория парка «Нумто» по зональному облику биоты дереворазрушающих грибов соот-



Рис. 2. Сходство *Betula*-ксиломикоценозов лесов парка «Нумто» с зональными совокупностями *Betula*-комплекса.

ветствует ее положению в лесорастительном районировании региона [Комплексное районирование..., 1980].

Коридор абсолютных значений сходства различных ценокомплексов парка с зональными совокупностями *Betula*-комплекса очень широк по всему спектру, особенно в диапазоне от гипоарктических редколесий до северной тайги, где он охватывает практически всю область возможных значений (от 0 до 1). Высоким абсолютным уровнем сходства с зональными совокупностями характеризуются ценокомплексы естественных и слабо нарушенных лесов. При индексе дигрессии леса более 0,3 (в частности в импактных зонах поселений, на вырубках, в горельнике — уч. 5, 11–13) уровень сходства со всеми зональными совокупностями заметно падает. Наименьший уровень сходства (от 0,01 со среднетаежной до 0,15 с лесотундровой совокупностями) зафиксирован для ценокомплекса из антропогенно трансформированного древостоя на окраине пос. Нумто (уч. 12).

Таким образом, анализ сходства *Betula*-ценокомплексов с зональными совокупностями *Betula*-ксиломикокомплекса позволяет диагностировать зональную или азональную природу конкретных лесных экосистем (по максимальному значению показателя), а также степень их нарушенности (по абсолютным значениям показателя).

Картина сходства вершинных ценогруппировок *Betula*-комплекса с их зональными совокупностями (рис. 3) существенно отличается от предыдущей и всех прочих. Прежде всего, отмечается большое единообразие кривых зонального спектра для разных лесных участков парка «Нумто» как по их форме, так и по абсолютным значениям. В частности, максимальное сходство почти всех вершинных ценогруппировок за малыми и не столь выразительными исключениями (уч. 4, 12) прослеживается с зональными совокупностями северной тайги и гипоарктических редколесий в равной мере. При этом почти для всех ценогруппировок наблюдается второй, меньший максимум сходства, приходящийся на подтаежную зону.

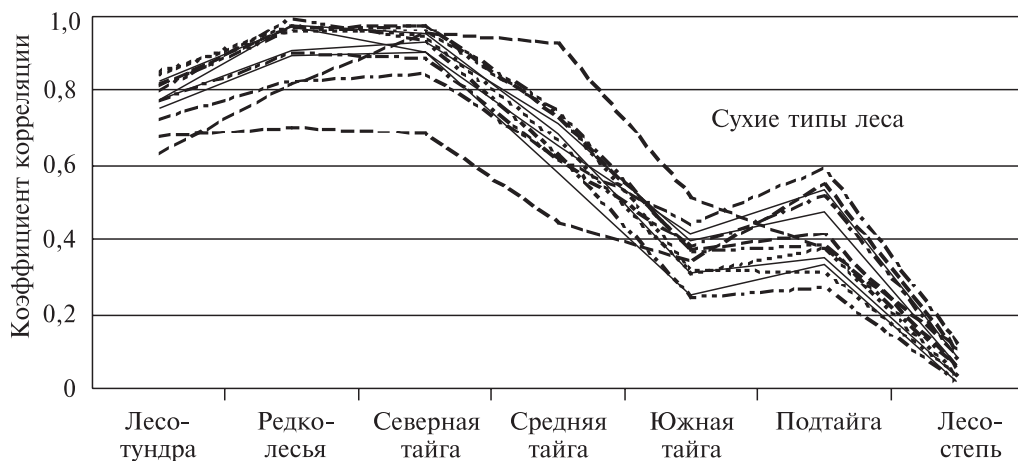


Рис. 3. Сходство вершинных ценогруппировок *Betula*-ксиломикокомплекса лесов парка «Нумто» с их зональными совокупностями.

Коридор абсолютных показателей сходства различных вершинных ценогруппировок парка с зональными совокупностями весьма узок (около 0,2), при этом уровень сходства уменьшается в среднем от 0,9 с совокупностями северной тайги и редколесий до 0,1 с соответствующей совокупностью лесостепи. Такая единообразная картина обусловлена, судя по всему, погодно-климатическими факторами, едиными для рассматриваемой территории и лимитирующими данную микоценогруппировку, развивающуюся в тонких частях древесных субстратов с их слабо автономизированной внутренней средой. Дополнительный максимум сходства ценогруппировки с подтаежной совокупностью обусловлен, очевидно, редкостойностью лесов парка и возможностью быстрого высыхания ветвей под прямыми солнечными лучами. Вероятно, гидротермический режим этих лесов имеет некоторое сходство с умеренно засушливым режимом лесов подтаежной зоны. Вместе с тем сходства с соответствующей зональной совокупностью лесостепи, характеризующейся более жестким засушливым режимом, не наблюдается.

Степень сухости/влажности местообитаний можно в некоторой мере оценить по положению спектральной кривой вершинной ценогруппировки в узком вариационном коридоре. Сравнительно высокие показатели сходства с южными зональными совокупностями и низкие с северными индицируют сухость местообитания (лишайниковые типы леса — уч. 8, 10, 11; горельник — уч. 13), противоположная ситуация свидетельствует о его влажности.

Таким образом, анализ сходства вершинных ценогруппировок *Betula*-комплекса с зональными типами позволяет оценить прежде всего погодно-климатический режим территории, его локальные вариации.

Анализ сходства стволовых ценогруппировок грибов *Betula*-комплекса с их зональными совокупностями дает совершенно иную картину (рис. 4). Кривые зонально-ценотического сходства заметно выположены, их максимумы выражены слабее, растянуты и смещены вправо, к средней и даже южной тайге. Это можно рассматривать как показатель наибольшей стабильности и благоприят-

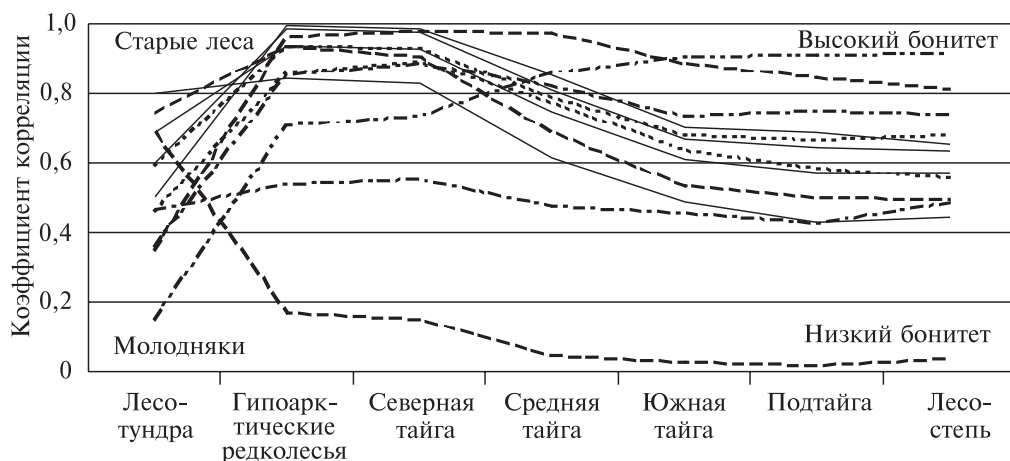


Рис. 4. Сходство стволовых ценогруппировок *Betula*-ксиломикокомплекса лесов парка «Нумто» с их зональными совокупностями.

ности условий обитания грибов в толще стволовой древесины, характеризующейся значительной автономностью по отношению к внешним факторам [Рипачек, 1967]. Максимальное сходство данных ценогруппировок только с одной их зональной совокупностью отмечается в 1 случае, сразу с двумя — в 7, с тремя — в 4. Для молодняка (уч. 11) максимум не прослеживается по причине недоразвитости стволовой ценогруппировки. В целом максимальное сходство стволовых ценогруппировок парка с их лесотундровой зональной совокупностью отмечено в 1 случае, с гипоарктической — в 10, с северотаежной — в 10, со среднетаежной — в 2, с южнатаежной, подтаежной и лесостепной — по 1 случаю.

Максимальное сходство сразу с тремя зональными совокупностями — средней, северной тайги и гипоарктических редколесий — определено для стволовых ценогруппировок наиболее производительного лесного участка (уч. 2) и импактного припоселкового березняка (уч. 12). В последнем случае результат более понятен, чем при анализе ценокомплекса в целом, показавшем максимальное (хотя и низкое по абсолютной величине) сходство с лесотундровым типом. Логичным представляется и максимальное сходство стволовой ценогруппировки горельника (уч. 13) с южными термофильно-ксеротолерантными совокупностями (южнатаежной, подтаежной, лесостепной), что связано с хорошей прогреваемостью горельника в летний период и снеговым покрытием горелого валежника зимой. Стволовые ценогруппировки наименее производительных мелколесий (уч. 5, 6) проявляют максимальное сходство с лесотундровой зональной совокупностью, что особенно сильно выражено в случае с угнетенным ленточным криволесьем, обрамляющим оз. Нумто.

Коридор абсолютных показателей сходства различных стволовых ценогруппировок парка «Нумто» с их зональными совокупностями (см. рис. 4), как и при анализе *Betula*-ценокомплексов в целом (см. рис. 2), весьма широк, он занимает почти всю область возможных значений (от 0 до 1), это отмечается по всему спектру от лесотундры до лесостепи, а не только на соответствующем зональной принадлежности территории парка промежутке. При этом в разных частях спектра уровень сходства стволовых ценогруппировок с зональными совокупностями указывает на разные таксационные характеристики леса. Высокие показатели сходства с южными зональными совокупностями (от южной тайги до лесостепи) индицируют наиболее производительные леса (например, уч. 2, а также обогащенный биогенами горельник на уч. 13), низкие — наименее производительные (уч. 12, 7). Высокие показатели сходства с лесотундровой совокупностью указывают на перестойный возраст леса (уч. 2, 7, 11), низкие — на относительно молодой (уч. 11–13). Характерно, что кривая стволовой ценогруппировки низкобонитетного молодняка (уч. 11) по всему зональному спектру близка к нулю, а кривая ценогруппировки горельника с бурно развивающимся на его месте молодняком поднимается от 0,15 в левой части спектра до 0,92 в правой.

Таким образом, анализ сходства стволовых ценогруппировок *Betula*-комплекса с их зональными совокупностями позволяет оценить прежде всего бонитет и возраст леса.

Картина сходства раневых ценогруппировок *Betula*-комплекса парка «Нумто» с их зональными совокупностями (рис. 5) также существенно отличается от всех предыдущих. Максимумы спектральных кривых различных раневых ценогруппировок сравнительно слабо перекрываются и находятся в диапазоне от лесотундры до южной тайги. Так, 2 максимума приходятся на лесотундру, 5 — на гипоарктические редколесья, 9 — на северную тайгу, 3 — на среднюю и 1 — на южную. В 5 случаях максимум приходится на одну зону, в 6 — на две, в 1 — на три и в 1 случае он не может быть установлен из-за неразвитости данной ценогруппировки. Зональная специфика раневых микоценогруппировок парка в целом просматривается, но четкой связи с таксационными показателями лесов не наблюдается. Например, лесотундровый максимум спектральной кривой отмечается как для раневой группировки низкобонитетного редколесья (уч. 11), так и для довольно производительного леса (уч. 1). Подобное отмечается и в другой части спектра; так, южнотаежный максимум определен для заболоченного сфагнового редколесья (уч. 6), а среднетаежный — для наиболее производительного древостоя (уч. 2). Очевидно, такая ситуация определяется наибольшей подвижностью и наименьшей ценотической устойчивостью эксплерентных раневых видов грибов, составляющих данную группировку.

Коридор абсолютных показателей сходства различных раневых ценогруппировок с их зональными совокупностями (см. рис. 5), как и при анализе стволовых ценогруппировок (см. рис. 3), весьма широк, он занимает почти всю область возможных значений по всему спектру от лесотундры до лесостепи. При этом обнаруживается, что в нижней части коридора расположены спектральные кривые раневых ценогруппировок из горельника (уч. 13) и угнетенных лишайниковых редколесий, в которых береза, появляясь после периодических низовых пожаров, постепенно усыхает (уч. 8, 10), т.е., вероятнее всего, низкие абсолютные показатели сходства раневых микоценогруппировок

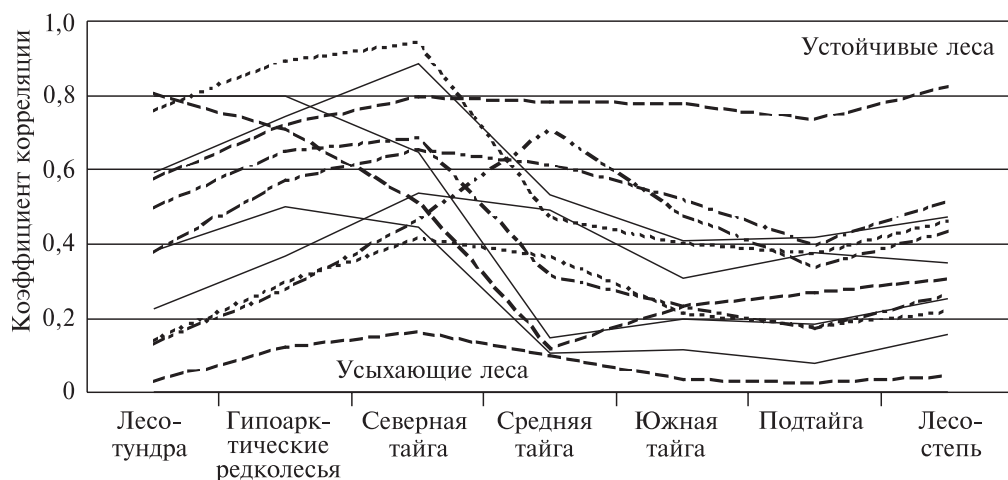


Рис. 5. Сходство раневых ценогруппировок *Betula*-ксиломикокомплекса лесов парка «Нумто» с их зональными совокупностями.

пировок с их зональными совокупностями свидетельствуют об усыхании древостоя вследствие пожара или неблагоприятных эдафических условий и, напротив, высокие показатели сходства могут свидетельствовать о физиологической устойчивости леса. При этом механически поврежденный древостой может сохранять достаточно высокую физиологическую устойчивость (уч. 12).

Проведенные исследования показывают, что анализ сходства сообществ дереворазрушающих грибов с их зональными совокупностями позволяет дать разностороннюю оценку состояния лесных экосистем. При этом наиболее точные результаты получаются при разделении ксиломикоценоза на функциональные ценоотические группировки и построении спектров их зонально-ценоотического сходства.

Глава 4

КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ И КЛАСТЕРНЫЙ АНАЛИЗ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

4.1. ПОСТРОЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИОННОЙ МАТРИЦЫ

Сведения о субстратной специфичности видов внутри ксиломикокомплекса, рассмотренные в предыдущей главе, позволяют перейти к исследованию их ценоотической сопряженности и выявлению корреляционных плеяд видов, т.е. блоков для их экологической координации [Берг, 1959; Миркин и др., 1989]. Такая сопряженность устанавливается как на уровне микоценоэчейки (по вероятностному показателю p или p'), так и на уровне микоценоза (по парному коэффициенту корреляции численности видов на обследованных участках r). Результаты обоих уровней анализа помещаются в разные половины одной корреляционной матрицы, они, как правило, оказываются близки друг другу, давая почти симметричные относительно диагонали картины (табл. 9). Уровень микоценоэчейки, на котором в наибольшей степени соблюдается принцип «прочих равных», отражает наиболее глубокий уровень видовых взаимоотношений, но уровень микоценоза более свободен от стохастического фактора, поскольку совместное нахождение видов вероятнее на участке, чем на одном субстрате в пределах того же участка.

При анализе сопряженности ограниченного числа важнейших грибов в узких зонально-географических рамках, когда имеющие близкие требования к субстрату виды не разобщены географически, его результат описывается сравнительно простой закономерностью. В этом случае виды в рамках корреляционной матрицы могут быть ординированы в ряд таким образом, что ее смежные члены имеют высокую положительную сопряженность, а с удалением видов в ряду сопряженность их постепенно уменьшается, переходя в отрицательную, свидетельствующую о взаимоисключающей экологической валентности видов. Ряд при этом начинается наиболее типичными транскортикальными видами (*Piptoporus betulinus* и др.) и заканчивается типичными раневыми (*Lenzites*

Таблица 9
Экологическая сопряженность макромицетов на древесине березы в окрестностях Тюмени: в верхнем углу — в микоценоячейках (р, %), в нижнем — на участках (r, целая часть опущена)

Вид	Вид (по порядку)																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Phellinus igniarius</i> s. l.	1	0	0	54	0	39	54	87	61	116	0	0	0	0	0	0	0
<i>Inonotus obliquus</i>	2	-5	63	44	0	97	111	0	0	48	0	0	44	24	12	0	0
<i>Piptoporus betulinus</i>	3	62	1	90	49	147	109	54	72	48	60	18	19	10	16	0	0
<i>Fomes fomentarius</i>	4	20	27	49	149	113	110	135	121	79	84	41	43	63	30	18	18
<i>Fomitopsis pinicola</i>	5	-7	8	11	50	65	119	161	181	150	317	24	39	32	21	0	0
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	6	41	9	58	61	30	119	149	88	41	92	38	34	33	24	19	16
<i>Trichaptum biforme</i>	7	32	22	48	23	25	10	111	144	148	84	129	47	54	36	15	0
<i>Steccherinum ochraceum</i>	8	17	-1	30	58	37	65	214	214	128	204	21	68	88	36	0	35
<i>Oxyporus corticola</i>	9	0	-23	9	29	49	21	3	42	207	48	44	42	39	22	10	0
<i>Stereum submontosum</i>	10	-14	-8	1	44	-9	56	1	11	90	90	83	67	37	42	19	0
<i>Merulius tremellosus</i>	11	1	6	10	-15	3	1	14	-4	4	103	0	0	68	66	141	0
<i>Stereum hirsutum</i>	12	-21	-17	-28	-38	-12	-41	-32	-16	16	-9	26	13	126	115	87	52
<i>Cerrina unicolor</i>	13	-32	-6	-53	-74	-62	-40	-58	-44	-16	-18	26	73	110	104	97	42
<i>Bjerkandera adusta</i>	14	-38	-16	-66	-75	-69	-50	-61	-33	-21	5	26	76	82	205	134	93
<i>Trametes versicolor</i>	15	-34	-24	-61	-82	-72	-48	-70	-45	-17	-10	36	37	36	51	204	202
<i>Lenzites betulina</i>	16	-22	-17	-34	-56	-46	-32	-33	-15	-11	-14	-3	28	50	49	53	468
<i>Chondrostereum purpureum</i>	17	-18	-34	-48	-27	-38	-39	-28	-3	-16	-24	1	1	1	1	1	1

Примечание. Полуширинным шрифтом выделены положительно сопряженные пары видов.

betulina), в общих чертах повторяя приведенную выше ординацию грибов в отношении нарушенности субстрата (см. табл. 7). Однако в отличие от нее типичные стволовые паразиты (*Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*) оказываются не в середине ряда, где они прервали бы последовательность сопряженных видов, а в его начале, перед транскортикальными грибами, с некоторыми из таковых они сопряжены, т.е. ряд как бы продолжается ими в другую сторону, образуя начало его противоположного плеча, аналогичного основному по некоторым существенным свойствам составляющих его видов.

Как в микоценоячейках, так и в ксиломикоценозах южной части лесной зоны виды, характерные для одной категории и фазы разложения субстрата, проявляют обычно высокую положительную сопряженность (см. табл. 9). Напротив, сопряженность видов из разных субстратных группировок чаще всего отрицательная. Среди транскортикальных грибов повышенный уровень сопряженности, особенно в микоценоячейках, отмечается для плеяд первичных (*Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Daedaleopsis confragosa* s. l., *Trichaptum biforme*) и вторичных видов (*Steccherinum ochraceum*, *Oxyporus corticola*, *Fomitopsis pinicola*). Последние иногда проявляют заметную сопряжен-

ность и с вторичными слабоспециализированными, и даже с раневыми видами (*Merulius tremellosus*, *Cerrena unicolor* и др.). Четко выделяется плеяда раневых видов (*Cerrena unicolor*, *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*, *Lenzites betulina*, *Chondrostereum purpureum*). Высоким уровнем сопряженности отличаются сукцессионные пары видов, в которых погибшие базидиомы вида, первым заселившего древесину, на полуразложившихся субстратах соседствуют с живыми базидиомами сменившего его или длительно сохраняющегося вида (*Fomes fomentarius* — *Fomitopsis pinicola*, *Daedaleopsis confragosa* s. l. — *Steccherinum ochraceum* и др.).

Рассмотренная выборочная картина сопряженности при всей своей показательности все же не вполне линейна и одномерна. Уровень сопряженности смежных видов по ходу ряда заметно флуктуирует, в нем чередуются грибы, характерные для разных размерных фракций древесного отпада, для ранних и поздних стадий его разложения. При анализе сопряженности грибов на уровне всей Западно-Сибирской равнины (табл. 10) картина усложняется проявлениями широтно-зональной сопряженности видов. Так, в целом значительно меньшей, чем на юге лесной зоны, оказывается сопряженность между широтно-зональным эврибионтом *Fomitopsis pinicola* и отсутствующим в ее северной части *Oxyporus corticola*. Напротив, повышается сопряженность между *Fomes fomentarius* и более обычным на севере *Phellinus igniarius* s. l. Даже важнейшие виды уже невозможно вписать в корреляционную матрицу в прежнем порядке (от типичных транскортикальных до типичных раневых), не нарушая принцип сопряженности смежных в ряду видов. Внутри установленных ранее на более низком уровне обобщения корреляционных плеяд грибов обозначается дифференциация по широтно-зональному положению, углубляется дифференциация по другим признакам. Построение ординированного ряда грибов на основе показателей сопряженности в данном случае становится возможным только при чередовании циклов раневых, транскортикальных и паразитических видов, т.е. при нелинейной, синусоидальной его организации. Очевидно, модель ксиломикокомплекса может быть организована как многомерная циклическая матрица, основанная на четких количественных критериях.

Таким образом, построение экологической модели ксиломикокомплекса не имеет определенного алгоритма. Судя по всему, оно может быть основано на сочетании объективных количественных показателей с опытом и интуицией исследователя. Хотя у нас сложилось убеждение, что такой подход к анализу грибных сообществ наиболее целесообразен, он связан с рядом сложностей. Прежде всего он сопряжен с длительной эволюцией идеи, большими затратами труда и времени на поиск формы ее воплощения и проверку разных вариантов матрицы. При этом в силу своей нестандартности предлагаемый матричный анализ требует определенного времени и для освоения другими исследователями.

4.2. КЛАСТЕРНЫЙ АНАЛИЗ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

Может показаться, что значительно проще было бы обратиться к стандартным методам анализа сообществ, например, к такому современному методу, как кластерный анализ, решающему сходные задачи определения структуры сообществ и ординации видов. В целях соотнесения результатов матричного

Сопряженность видов *Betula*-ксиломикокомплекса в Западной

Вид	C.t.	T.g.	G.l.	F.p.	F.f.	P.b.	H.r.	D.c.	T.b.	P.c.	S.s.	O.c.
<i>C. trogii</i>		72	47	-25	-25	—	—	—	-30	—	—	-32
<i>T. gibbosa</i>	16		62	21	-9	-72	—	-54	-20	-57	-2	-33
<i>G. lipsiense</i>	21	49		-6	15	-80	—	-32	-50	-15	2	20
<i>F. pinicola</i>	-4	16	12		23	-11	5	-21	7	-22	0	-15
<i>F. fomentarius</i>	-4	0	5	31		28	12	15	14	-18	0	13
<i>P. betulinus</i>	-10	-13	-14	5	53		29	15	13	1	-35	-36
<i>H. rutilans</i>	6	-12	-15	2	11	40		20	-3	-28	28	-8
<i>D. confragosa</i>	-2	8	1	16	37	23	17		2	37	4	10
<i>T. biforme</i>	9	6	4	42	17	12	14	24		-12	21	5
<i>P. crispa</i>	-3	9	7	6	2	-10	5	47	13		22	-23
<i>S. subtomentosum</i>	17	15	16	15	6	-13	15	27	38	24		40
<i>O. corticola</i>	21	19	25	16	20	-9	-1	53	27	18	56	
<i>S. murashkinskyi</i>	3	8	4	28	27	4	2	57	24	24	14	60
<i>S. ochraceum</i>	-2	9	6	31	33	1	4	72	24	39	21	57
<i>M. tremellosus</i>	16	22	38	14	19	7	-1	29	22	33	21	33
<i>Ph. laevigatus</i>	-10	-9	-5	18	6	6	3	-11	2	-8	-15	-21
<i>Ph. igniarius s.l.</i>	-5	-8	-6	-4	43	40	5	3	-12	-11	-11	-12
<i>I. radiatus</i>	-5	-6	-5	-7	25	27	1	5	-13	-10	-9	-8
<i>I. obliquus</i>	-4	-6	-4	-7	18	29	3	8	-11	-7	-6	-7
<i>G. dichrous</i>	-1	-11	-13	-7	12	49	17	15	-9	-14	-4	-6
<i>I. lacteus</i>	20	1	-1	-2	-5	12	6	-1	18	12	6	-3
<i>D. mollis</i>	1	38	38	31	1	-12	-7	9	12	36	27	14
<i>S. commune</i>	34	24	47	9	-8	-19	-9	-3	3	20	29	20
<i>T. hirsuta</i>	30	10	8	-12	-2	-3	-3	-4	5	0	8	1
<i>C. unicolor</i>	16	6	14	-12	14	9	-7	0	-13	-4	0	2
<i>B. adusta</i>	29	32	43	7	10	-21	-15	15	11	16	19	39
<i>T. versicolor</i>	31	16	21	0	-3	-19	-18	-8	4	6	6	14
<i>L. betulina</i>	45	20	9	-1	-1	-15	-13	-1	5	6	8	13
<i>Ch. purpureum</i>	7	1	2	-10	-7	-8	-6	-4	-8	-3	-6	5
<i>C. evolvens</i>	-3	3	5	-1	0	-10	-11	-10	-1	1	-5	-2
<i>S. hirsutum</i>	4	1	-5	13	-3	4	-4	5	20	10	8	-2

и кластерного анализа микоценозов, а также поиска дополнительных закономерностей их строения и функционирования были использованы данные проведенного нами количественного учета афиллофороидных макромицетов из консорции березы на 184 участках в различных природных зонах Западной Сибири [Арефьев, 20026]. Материалы обработаны в программе STATISTICA for Windows.

Для оценки дистанции связи между видами выбран комплексный показатель Пирсона (r), наилучшим образом отражающий характер ценотических связей. Численность вида в каждом случае предварительно взвешивалась переводом в долевую форму сначала от общей численности видов на каждом участке, затем от суммарного процента вида на всех участках. Всего рассмотрено свыше 50 видов афиллофороидных макромицетов.

Кластерный анализ зональной дифференциации *Betula*-ксиломикокомплекса проведен по двум направлениям: сходству видового состава его зональных составляющих, характеризующему флористические закономерности, тесно связанные с историческими факторами, и сходству количественной структуры

Таблица 10

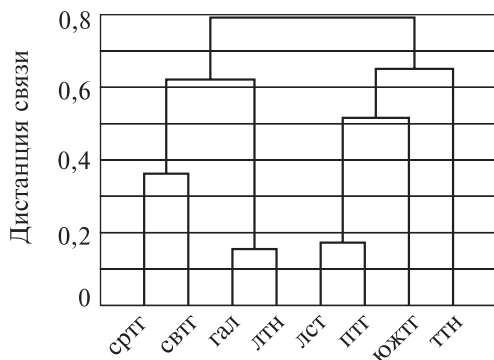
Сибири. Вверху — в микоценоячейках (p'), внизу — на участках (r)

<i>S.o.</i>	<i>M.t.</i>	<i>Ph.l.</i>	<i>Ph.i.</i>	<i>I.r.</i>	<i>I.o.</i>	<i>G.d.</i>	<i>I.l.</i>	<i>D.m.</i>	<i>Sc.c.</i>	<i>T.h.</i>	<i>C.u.</i>	<i>B.a.</i>	<i>T.v.</i>	<i>L.b.</i>	<i>C.p.</i>	<i>C.e.</i>	<i>S.h.</i>
—	—	—	-25	—	—	—	31	—	—	—	47	34	49	60	—	—	0
-8	-9	-4	-62	—	-61	—	19	-44	43	—	18	29	23	17	—	17	3
-22	58	11	-73	—	-2	-49	-33	2	43	—	-1	-5	-13	-41	—	12	-21
-14	12	7	-17	—	-32	-28	-39	-11	-22	-69	-29	-27	-34	-60	—	-48	-21
9	5	15	34	13	12	-1	-15	-21	-29	-32	-3	-1	-18	-33	-54	-30	-9
-25	-29	-15	12	19	-8	-33	-45	-43	-51	-60	-43	-50	-54	-65	-73	-61	-20
-12	—	-22	-61	—	-34	3	-13	—	—	44	-46	-69	-34	—	—	—	-66
20	-25	-34	-39	-33	-11	-27	-22	0	-43	-43	-20	-23	-43	-41	-72	-14	-16
-18	-15	-13	-23	-23	-11	-25	2	-10	-10	-21	-38	-24	-28	-39	-76	2	1
15	14	-41	-85	—	-21	-70	1	49	26	-9	-34	-6	-26	-22	36	44	19
-5	-11	-32	-80	—	-32	-34	-48	30	24	8	-21	-20	-24	-42	—	-19	-2
28	-8	-36	-94	-25	-29	-38	-36	-12	-36	11	-7	-22	-32	-73	-67	-35	-54
34	22	—	-44	—	-20	-8	—	13	-18	—	-42	-43	-65	—	—	—	-51
—	9	-39	-39	6	-25	-16	10	9	2	27	-13	-12	-27	-59	-46	-38	-37
35	—	20	-42	—	-4	-70	22	31	45	—	-18	-3	-16	-30	—	-20	-19
-13	-4	—	58	69	-4	-12	-27	9	-2	—	-18	-21	-46	-35	—	-46	-19
-12	-5	3	—	72	20	30	-64	-80	—	-47	-25	-55	-65	-76	—	-29	-27
-6	-6	-4	52	—	17	20	—	—	—	—	23	-58	-56	—	—	—	—
-9	0	-1	90	57	—	85	-38	-27	-3	—	-19	-48	-47	-83	—	-28	-45
-11	-1	3	57	51	69	—	—	—	—	—	-27	-71	-69	-82	—	—	-52
-4	9	3	-3	-8	-4	-2	—	37	68	78	4	14	14	-7	37	45	29
14	28	8	-8	-5	-6	-12	10	—	41	—	-48	7	14	15	—	47	20
1	24	-1	-8	-8	-6	-11	21	41	—	84	-41	16	5	-16	9	38	36
-1	3	-9	18	43	20	11	33	3	21	—	5	35	31	-2	—	19	29
-7	4	-12	47	42	50	38	29	0	4	39	—	27	43	34	54	-8	-22
26	35	-2	-14	-12	-10	-19	24	18	22	26	39	—	48	40	27	10	12
1	15	-11	-11	-6	-8	-8	35	8	19	27	56	75	—	58	66	39	33
9	5	-14	-9	-8	-9	-12	45	11	13	46	39	65	69	—	76	34	21
2	0	-4	-4	1	-2	-6	14	-3	0	9	55	21	36	27	—	64	-28
-1	7	-3	-3	0	-3	-8	4	9	7	4	28	26	43	12	41	—	37
-6	6	3	0	1	1	11	20	10	13	4	32	13	46	8	26	28	—

Примечание. 0 — коэффициент корреляции $r_{xy} = 0$ согласно формуле (1); “—” — деление на ноль, которое возникает при отсутствии совместных встреч двух видов грибов (некорректная операция согласно формуле (2)) (см. разд. 1.1).

Рис. 6. Сходство видового состава зональных *Betula*-ксиломикокомплексов Западной Сибири.

тtn — типичная тундра, лtn — лесотундра, гал — гипоарктические редколесья, свтг — северная тайга, сртг — средняя тайга, ютг — южная тайга, птг — подтайга, лст — лесостепь.



зональных составляющих, определяемому в основном современными условиями [Малышев, 1973; Мухин, 1993].

По сходству видового состава в дендрите (рис. 6) выделяются два основных кластера. В первый вошли северные зональные сообщества от лесотундры до средней тайги, при этом наибольшая близость отмечается между сообществами лесотундры и гипоарктических редколесий (разобшенная северная полоса северной тайги), с одной стороны, и сообществами северной и средней тайги — с другой. Во второй кластер вошли южные зональные сообщества от южной тайги до лесостепи, к которым примыкает развивающееся на привозных лесоматериалах сообщество тундровой зоны. При этом наиболее близки грибные сообщества лесостепи и подтайги, несколько обособлено сообщество южной тайги и еще больше — тундровой зоны, сформировавшееся, судя по всему, на древесине, завезенной из южной тайги.

Полученная картина не совсем совпадает с результатами кластерного анализа регионального *Betula*-комплекса трутовых грибов, проведенного В.А. Мухиным [1993, с. 99]. В построенном им дендрите выделяются три крупных кластера, при этом среднетаежный комплекс наиболее близок к южнотаежному. Однако наши результаты полностью соответствуют схеме микофлористического зонирования Западно-Сибирской равнины, разработанной этим автором на основе анализа всей региональной биоты трутовых грибов [Там же, с. 114]. В частности, средняя и северная тайга на ней объединены в рамках единой психробореальной микобиотической подзоны, а подтаежная и лесостепная — в рамках лесостепной.

В отношении сходства количественной структуры зональных *Betula*-ксиломикокомплексов по нашим данным выделяются три крупных кластера (рис. 7). В первый вошли южные ксиломикокомплексы от лесостепи до средней тайги, при этом наиболее близкими оказываются комплексы лесостепи и подтайги, с одной стороны, и комплексы южной и средней тайги — с другой. Во второй кластер вошли северные ксиломикокомплексы от северной тайги до лесотундры, причем наиболее близки между собой комплексы северной тайги и гипоарктических лесов, часто рассматриваемых в рамках единой подзоны. Более обособлены комплексы лесотундры. В третий, самый обособленный, кластер вошел *Betula*-ксиломикокомплекс, развивающийся на лесоматериалах в типичной тундре и не имеющий близких аналогов. Полученные данные соответствуют схеме микоценотического зонирования Западно-Сибирской равнины, сделанной В.А. Мухиным [Там же, с. 133].

В ней, в частности, южная и средняя тайга объединены в рамках единой умеренно-бореальной зоны без расчленения на подзоны, подтаежная и лесостепная зоны также объединены в рамках лесостепной.

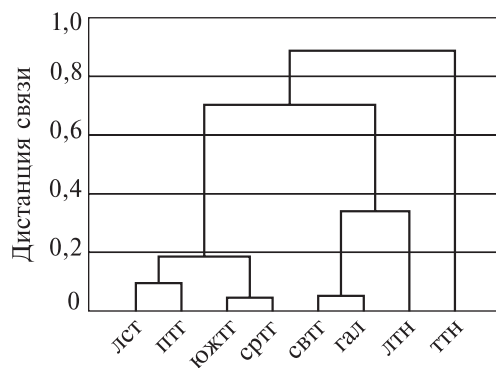


Рис. 7. Сходство количественной структуры зональных *Betula*-ксиломикокомплексов Западной Сибири (усл. обозн. см. на рис. 6).

Сходство результатов проведенного нами анализа с результатами В.А. Мухина еще раз показывает правомочность использования ксиломикокомплекса березы в качестве адекватной модели при исследовании закономерностей формирования сообществ дереворазрушающих грибов и индикации состояния лесных экосистем.

В другом аспекте кластерного анализа ксиломикокомплекса мы попытались отследить конкретный состав входящих в него эколого-функциональных группировок и его широтно-зональные преобразования.

ЛЕСОТУНДРА И РЕДКОЛЕСЬЯ

В дендрите для крайнего севера лесной зоны отчетливо выделяются четыре крупных кластера, соответствующих ценотическим плеядам грибов на древесине березы (рис. 8) [Природная среда..., 1995, 2000; Arefyev, 1996, 1998; Арефьев, 2000г, д, 2001д]. В первый входят типичные раневые эврибионтные и гигрофильные грибы, обычные на механически поврежденных березовых субстратах и осуществляющие разные стадии разложения древесины: *Cylindrobasidium laeve*, *Chondrostereum purpureum*, *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*, *T. ohracea*, *Cerrena unicolor*, а также малочисленные *Tyromyces chioneus* и *Plicatura nivea*. Экологические дистанции между видами внутри кластера различны. Наиболее обособлен отмечаемый на вывороченных корнях берез гигрофильный *P. nivea*. Высокую сопряженность проявляют первичные эврибионты *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor* и *T. ochracea*, в лесотундре распространенные почти исключительно на гаях и в антропогенных условиях. Характерный для лесотундры

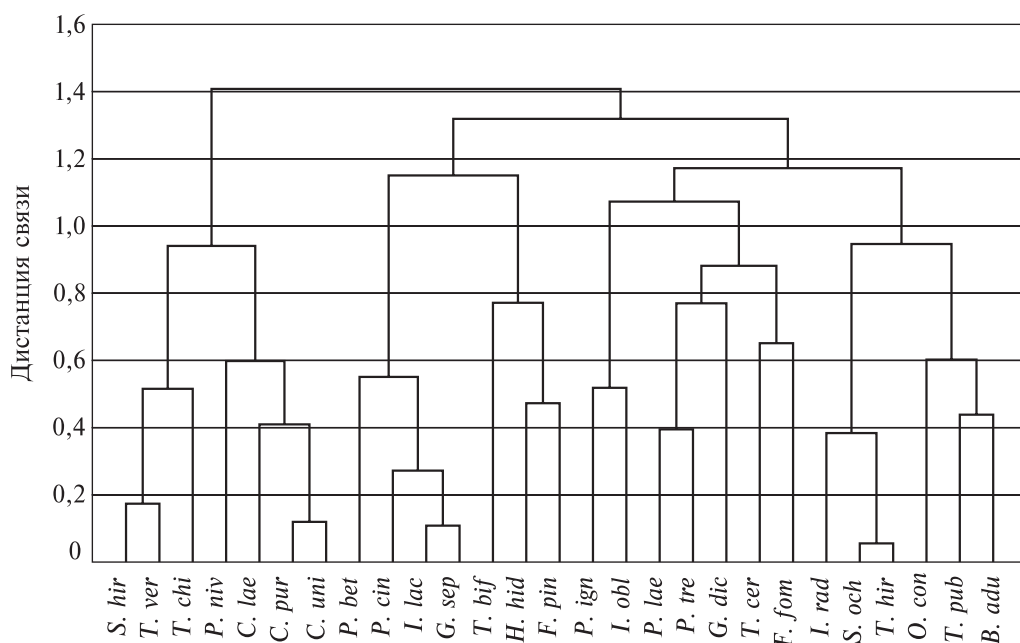


Рис. 8. Ценотическая сопряженность видов в лесотундре.

эврибионт *Cerrena unicolor* — многолетник, длительно сохраняющийся в древесине, — на территориально-ценотическом уровне оказывается очень близок к пионерным грибам *Cylindrobasidium laeve* (*C. evolvens*) и *Chondrostereum purpureum*. На юге региона эти виды проявляют отрицательную сопряженность. Таким образом, кластер составлен видами, занимающими в корреляционной матрице близкое положение в отношении целостности субстрата (раневый концентр), но не дифференцируемыми в отношении величины субстрата, места в сукцессии и гидротермической валентности.

Состав второго кластера более разнороден в отношении субстратной и зонально-типологической специфики грибов. В него входят транскортикальные и раневые виды, наиболее характерные для гарей. Особенно специфичны для них *Ruspororus cinnabarinus* и *Gloeophyllum sepium*, встречающиеся на березе почти исключительно на гарях. Ценотически тесно сопряжен с ними транскортикальный широко распространенный *Piptoporus betulinus*, обычно заселяющий вершинную часть усохших деревьев и подрост. В лесотундре он становится редким в естественных насаждениях, но абсолютно доминирует на гарях. *Fomitopsis pinicola* в составе *Betula*-комплекса отмечается в этой зоне также преимущественно на гарях; единично проникает по ним в лесотундру *Trichaptum biforme*. Повсюду характерны для гарей эврибионтные *Irpex lacteus* (слабо специализированный раневый) и *Hapalopilus rutilans* (транскортикальный).

Третий кластер составляют виды, свойственные естественным зональным насаждениям, также довольно разнородные по своей экологии. В основе ее — стволовые паразиты *Phellinus igniarius* (гигрофильный) и *Inonotus obliquus* (эврибионтный). К ним примыкают менее многочисленные грибы: *Gloeoporus dichrous* (сукцессор *Inonotus obliquus*), транскортикальные *Fomes fomentarius* и *Phellinus laevigatus*, а также семикортикальные *Trametes cervina* и *Merulius tremellosus*.

Четвертый кластер, судя по основным его компонентам, связан с молодняками и наиболее разнороден по экологии входящих в него видов. Это прежде всего транскортикальные виды, заселяющие сравнительно мелкие субстраты: гигрофильный *Inonotus radiatus* и эврибионтный комплекс *Daedaleopsis confragosa* s. l. (в основном *D. septentrionalis*), небольшой численностью проникающий в лесотундру, сменяющий его на гнилой древесине *Steccherinum ochraceum*. Сюда же входят некоторые близкие к эврибионтам раневые виды: *Trametes hirsuta*, *T. pubescens*, *Bjerkandera adusta*. Значительное число видов, приближающихся к разряду термофильных ксеротолерантов, связано со спецификой лесотундровых молодняков, образовавшихся на месте гарей или по окраинам населенных пунктов, т.е. в более мягких почвенно-мезоклиматических условиях, где термоизолирующий моховой покровов нарушен, а почва обогащена биогенными элементами.

СЕВЕРНАЯ ТАЙГА

Для северной тайги кластерный дендрит трансформируется и усложняется [Арефьев, 1996б, 1997а, г] (рис. 9). На самом обобщенном уровне ценотической сопряженности в ней также можно выделить четыре кластера, имеющих, однако, несколько отличную от описанной выше и менее четкую структуру.

В первый кластер входят виды, характерные для наиболее производительных долинных лесов: *Fomes fomentarius*, *Phellinus igniarius* (уже отдельно от

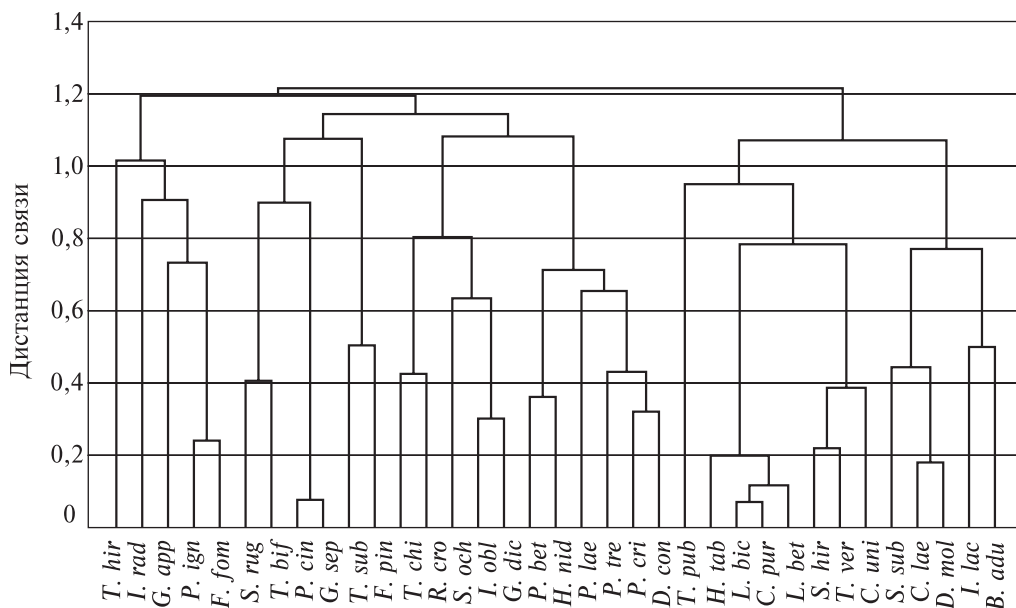


Рис. 9. Ценотическая сопряженность видов в северной тайге.

Inonotus obliquus), а также редкий, близкий к термофилам *Ganoderma lipsiense*; в молодняках — *Inonotus radiatus* и по-прежнему сопряженный с ним немногочисленный *Trametes hirsuta*, в целом свойственный сильно нарушенным местообитаниям.

Во второй кластер входят виды, характерные для гарей: *Pycnoporus cinnabarinus*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Stereum rugosum* и уже доминирующий на них *Trichaptum biforme*. Сюда же можно отнести *Fomitopsis pinicola*, уже сильнее дистанцированный от названных видов, и редкий раневый *Postia subcaesia*. Эти два гриба занимают промежуточное положение между настоящим и следующим кластерами. Примечательно, что *Piptoporus betulinus* и *Hapalopilus rutilans*, по-прежнему свойственные горельникам, из данного кластера уже выпадают, приспособившись к другим местообитаниям.

Третий кластер составляют виды, обитающие в водораздельных редкостойных лесах северной тайги. Они, в свою очередь, делятся на две группировки: 1) характерные для спелых и перестойных лесов, 2) присущие молоднякам. Ядро первой составляет стволовой паразит *Inonotus obliquus* с его сукцессором *Gloeoporus dichrous*, к ним примыкают вторичные транскортикальные *Steccherinum ochraceum* и *Rigidoporus crocatus*, а также семикортикальный *Tyromyces chioneus*. В группировку водораздельных молодняков входят эврибионтные транскортикальные *Piptoporus betulinus*, *Hapalopilus rutilans*, *Phellinus laevigatus*, *Daedaleopsis confragosa* s. l., вторичный семикортикальный *Merulius tremellosus* и редкий ксеротолерантный термофил *Plicaturopsis crispa*.

Четвертый кластер составляют преимущественно раневые виды, характерные для механически нарушенных лесов. Его образуют две группировки. В пер-

вую входят эврибионтные *Trametes pubescens*, *T. versicolor*, *T. ochracea*, *Cerrena unicolor*, *Stereum hirsutum*, характеризующиеся на березе некоторой гигрофильностью *Hymenochaete tabacina* и *Chondrostereum purpureum*, термофильные *Lenzites betulina* и *Laxitextum bicolor*. Во второй группировке гигрофилов нет, присутствуют ксеротолерантные семикортикальные виды *Stereum subtomentosum*, *Datronia mollis*, *Irpex lacteus*, раневый *Bjerkandera adusta*, пионерный эврибионт *Cylindrobasidium laeve*. Подобный состав сообщества зафиксирован на территории пос. Берёзово и может быть охарактеризован как более антропофильный по сравнению с первой группировкой этого кластера.

СРЕДНЯЯ ТАЙГА

Для средней тайги кластерный анализ также показывает довольно сложную картину [Арефьев, 2000б, 2001а; Гашев и др., 1997б; Гашев и др., 1998], сводимую к четырем основным кластерам, отличным от описанных выше (рис. 10).

Первый кластер составляют виды, характерные для лучших лесов и лесорастительных условий средней тайги. Ядром ее являются *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola*, имеющие в данной зоне очень близкое ценотическое положение, во многом соответствующее сукцессионной паре. К этим доминантам, разрушающим основной объем древесины, присоединяются умеренно-термофильные ксеротолерантные *Steccherinum ochraceum*, *Plicaturopsis crispa*, *Datronia mollis*, гигрофильные на березе *Hymenochaete tabacina*, *Rigidoporus crocatus*, эврибионтный *Tyromyces chioneus*.

Второй кластер составляют виды, характерные для худших лесорастительных условий. Его, в свою очередь, образуют две группировки. В первую входят грибы, свойственные сухим редкостойным водораздельным лесам зоны, прежде всего стволовой паразит *Inonotus obliquus* и его сукцессор *Gloeoporus dichrous*, к ним примыкают немногочисленные *Merulius tremellosus* (эврибионтный)

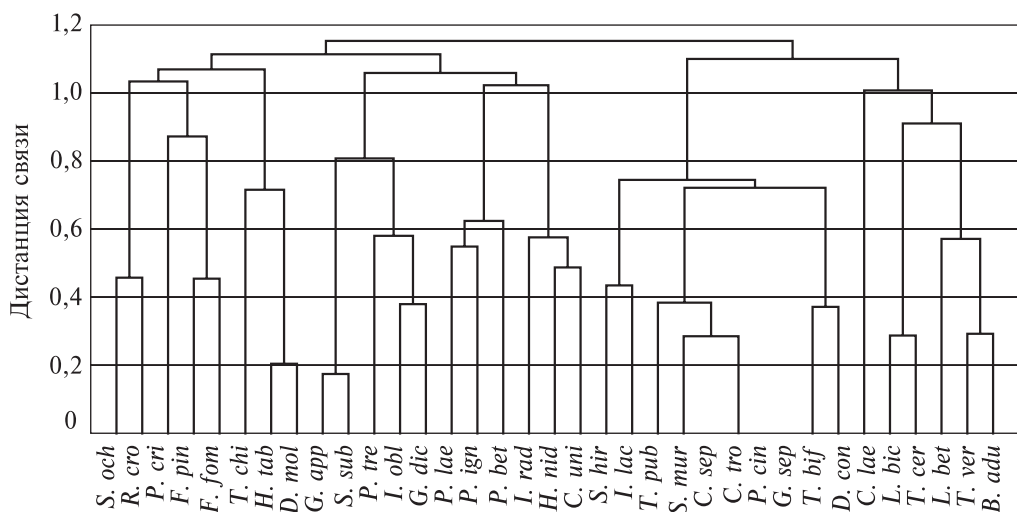


Рис. 10. Ценотическая сопряженность видов в средней тайге.

и *Stereum subtomentosum* (ксеротолерантный). Присутствие *Ganoderma lipsiense* в этом кластере, вероятно, обусловлено его термофильностью и тяготением к хорошо прогреваемым редкостойным увлажненным древостоям. Вторая группировка объединяет грибы низкобонитетных заболоченных лесов средней тайги: близкий к гигрофилам стволовой паразит *Phellinus igniarius*, транскортикальные *Inonotus radiatus* (тоже гигрофил), *Ph. laevigatus*, *Piptoporus betulinus*, *Hapalopilus rutilans*, раневый *Cerrena unicolor* (эврибионты).

Третий кластер составляют виды, характерные для среднетаежных гарей. В нем сохраняются специфические *Russoporus cinnabarinus*, *Gloeophyllum sepiarium*, наиболее многочислен здесь по-прежнему *Trichaptum biforme*, вновь появляется *Irpex lacteus*. В этот кластер переходят *Daedaleopsis confragosa*, *Stereum hirsutum*, *Trametes pubescens*. В нем же на северном пределе своего распространения находятся термофильные грибы: раневый *Coriolopsis trogii*, транскортикальный *Steccherinum murashkinskyi*, семикортикальный *Climacodon pulcherrimus*. При этом виды, доминирующие на среднетаежных гарях (*Fomes fomentarius* и *Piptoporus betulinus*), к этому кластеру не относятся.

Четвертый кластер составляют раневые виды, населяющие различные механически нарушенные местообитания: эврибионтные *Cylindrobasidium laeve*, *Trametes versicolor*, *T. ochracea*, *T. cervina*, в некоторой степени термофильные *Lenzites betulina*, *Bjerkandera adusta*, *Laxitextum bicolor*.

ЮЖНАЯ ТАЙГА

Еще более сложен анализ дендрита, полученного для подзоны южной тайги (рис. 11), соответствующего гидротермическому оптимуму Западной Сибири и сосредоточившему в себе наибольшее разнообразие грибов [Арефьев, 2000а, 2003а; Природа..., 2005]. В нем также выделены четыре основных кластера. В первый входят грибы, характерные для зональных лесов. Первые три вида — *Fomitopsis pinicola*, *Inonotus rhaedes*, *Tyromyces chioneus* — значительно дистанцированы от остальных. В основную группировку входят гигрофильный *Phellinus igniarius*, эврибионты *Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Hapalopilus rutilans*, в той или иной степени термофильные *Daedaleopsis confragosa*, *Trichaptum biforme*, *Steccherinum ochraceum*, *S. murashkinskyi*, мезофильный *Skeletocutis nivea*.

Второй кластер образуют виды, характерные для редколесий. В нем выделяются две группировки, одна из которых, представленная преимущественно термофильными видами (*Oxyporus corticola*, *Climacodon septentrionalis*, *Ganoderma lipsiense*, *Laxitextum bicolor*) и эврибионтным *Merulius tremellosus*, свойственна антропогенным и приречным редколесьям. Другая (*Inonotus obliquus*, *Gloeoporus dichrous*, *Inonotus radiatus*, *Cerrena unicolor*), где термофилы отсутствуют, свойственна заболоченным лесам. Примечательно, что гигрофильный *Phellinus igniarius* в южной тайге входит не в эту кластерную группировку, а в лесную, поскольку в сомкнутых лесах этой подзоны поддерживается более стабильная влажность воздуха, чем в заболоченных редколесьях.

Третий кластер составляют виды, характерные для распадающихся мелколиственных лесов в фазе смены пород. В таких местообитаниях бывает много

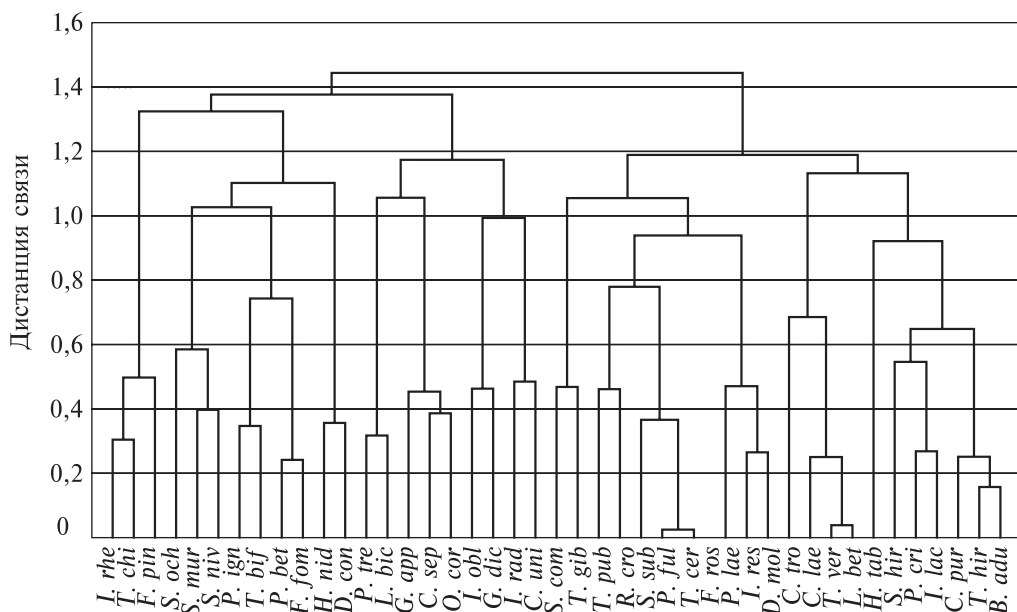


Рис. 11. Ценотическая сопряженность видов в южной тайге.

крупных, высохших на корню окоренных насекомыми берез, которые по мере вымывания специфических веществ из древесины иногда заселяются редкими или даже несвойственными для березы грибами (*Fomitopsis rosea*, *Pycnoporellus fulgens*, *Ischnoderma resinosa*). Кроме того, в силу мозаичности древостоя в этот кластер входят такие разные по экологии виды, как *Trametes pubescens*, *Rigidoporus crocatus*, *Phellinus laevigatus*, *Datronia mollis*; наибольшей численности достигают термофильные ксеротолерантные виды: семикортикальный *Stereum subtomentosum*, раневые *Schizophyllum commune* и *Trametes gibbosa*.

Четвертый кластер составляют раневые виды, делящиеся на две группировки. Первая включает *Coriolopsis trogii*, *Trametes versicolor*, *T. ochracea*, *Lenzites betulina*, а также пионерный *Cylindrobasidium laeve*, она более свойственна пням на вырубках. Во вторую группировку входят преимущественно веточные виды: *Hymenochaete tabacina*, *Stereum hirsutum*, *Plicaturopsis crispa*, *Irpex lacteus*, *Chondrostereum purpureum*, *Bjerkandera adusta*, а также *Trametes hirsuta*. Они более свойственны механически нарушенным молодым лесам.

ПОДТАЙГА

Значительно отличаются от предыдущих группировки, характерные для подтаежных сосново-мелколиственных лесов [Арефьев, 1986а, 1997в, 2000г, 2004а; Начальный этап..., 2002; Тюмень..., 2002] (рис. 12). Выделяется до пяти хорошо дистанцированных кластеров с весьма различающимся числом видов в каждом.

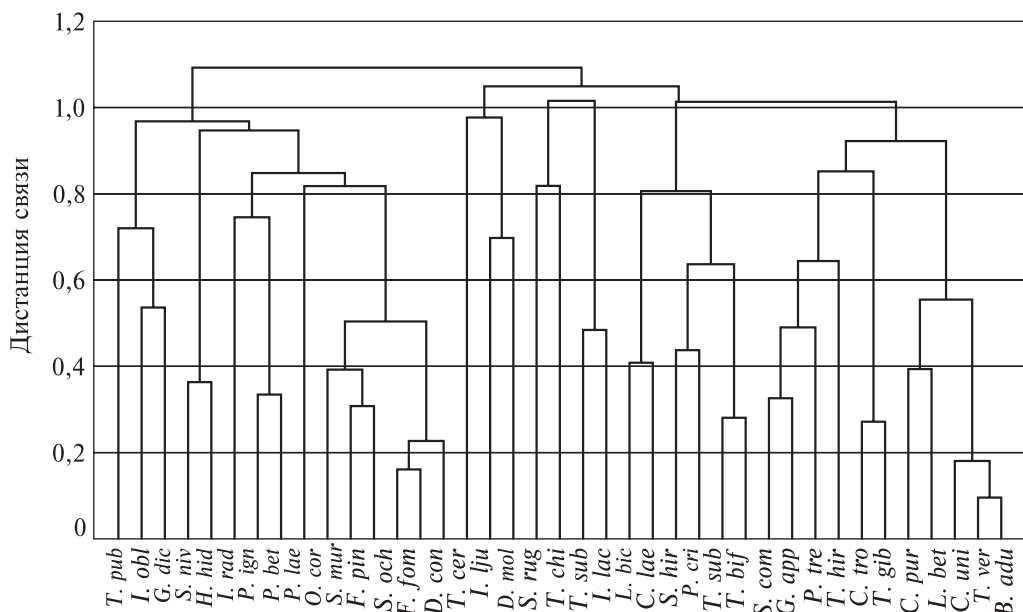


Рис. 12. Ценотическая сопряженность видов в подтайге.

Первый включает в себя виды, характерные для зональных лесов, нарушение которых сравнительно невелика. Среди них преобладают транскортикальные грибы с различной гидротермической валентностью: *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Daedaleopsis confragosa* s. l., *Steccherinum ochraceum*, *S. murashkinskyi*, *Oxyporus corticola* s. l., *Phellinus laevigatus*, *Piptoporus betulinus*, *Inonotus radiatus*, *Hapalopilus rutilans*, *Skeletocutis nivea*; в этот кластер входят паразитические *Phellinus igniarius* s. l. и *Inonotus obliquus*, сукцессор последнего *Gloeoporus dichrous*, ранево-семикортикальный *Trametes pubescens*.

Второй кластер включает всего три немногочисленных вида: *Trametes cervina*, *T. ljubarskyi* и *Datronia mollis*, занимающих промежуточное положение между видами предыдущей и последующей плеяд.

Третий кластер включает в себя ранево-семикортикальные виды: *Stereum rugosum*, *Irpex lacteus*, *Tyromyces chioneus*, встречающиеся, как правило, на открытых гарях. В этом отношении близок к предыдущему четвертый кластер, включающий разнородные виды, свойственные лесам с разной степенью пирогенной нарушенности (*Trichaptum biforme*, *Stereum subtomentosum*, *Plicaturopsis crispa*, *Cylindrobasidium laeve*).

Пятый кластер составляют раневые виды, образующие две группировки. Первая (*Schizophyllum commune*, *Ganoderma lipsiense*, *Merulius tremellosus*, *Trametes hirsuta*, *T. gibbosa*, *Coriolopsis trogii*) свойственна крупнотравным редколесьям и вырубкам. Вторая включает в себя наиболее обычные, повсеместно распространенные в подтайге раневые виды (*Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*, *T. ochracea*, *Cerrena unicolor*, *Lenzites betulina*, *Chondrostereum purpureum*).

ЛЕСОСТЕПЬ

Для лесостепи, с пирогенной спецификой ее ксиломикокомплекса [Гашев и др., 1997а; Арефьев, Муканова, 1999; Арефьев, 2005а] (рис. 13), насчитывается до шести ценотических кластеров грибов, также не тождественных кластерам других зон.

Первый включает пирогенные виды, обычно развивающиеся на небольших деревьях, погибших в результате частых в зоне низовых пожаров. Это прежде всего семикортикальные веточные виды *Stereum subtomentosum*, *Plicaturopsis crispa*, *Irpex lacteus*, *Merulius tremellosus*. К ним примыкает *Trametes pubescens*, отмеченный на крупном обгорелом пне.

Второй кластер составляют виды, характерные для лесостепных мелколесий, как недавно пройденных пожаром, так и давно не горевших. Это прежде всего транскортикальные «вершинные» виды *Daedaleopsis confragosa*, *Piptoporus betulinus*, *Hapalopilus rutilans*, а также паразитический *Inonotus obliquus* и раневый веточный *Stereum hirsutum*.

Третий кластер составляют раневые повсеместно встречающиеся виды: первичные *Trametes versicolor*, *T. ochracea*, *Lenzites betulina*, *Datronia mollis*, а также пионерные *Cylindrobasidium laeve* и *Chondrostereum purpureum*.

Следующий кластер образуют транскортикальные грибы, характерные для крупнствольных лесов этой зоны: *Fomes fomentarius*, *Trichaptum bifforme*, *Phellinus igniarius*, *Gloeoporus dichrous*, *Oxyporus corticola*, *Steccherinum ochraceum*, *S. murashkin-skyi*, к ним примыкают семикортикальные *Laxitextum bicolor* и *Tyromyces chioneus*.

В пятый кластер входят виды, характерные для крупнствольных редколесий, обычно образующихся в результате пожаров, но иногда затем развиваю-

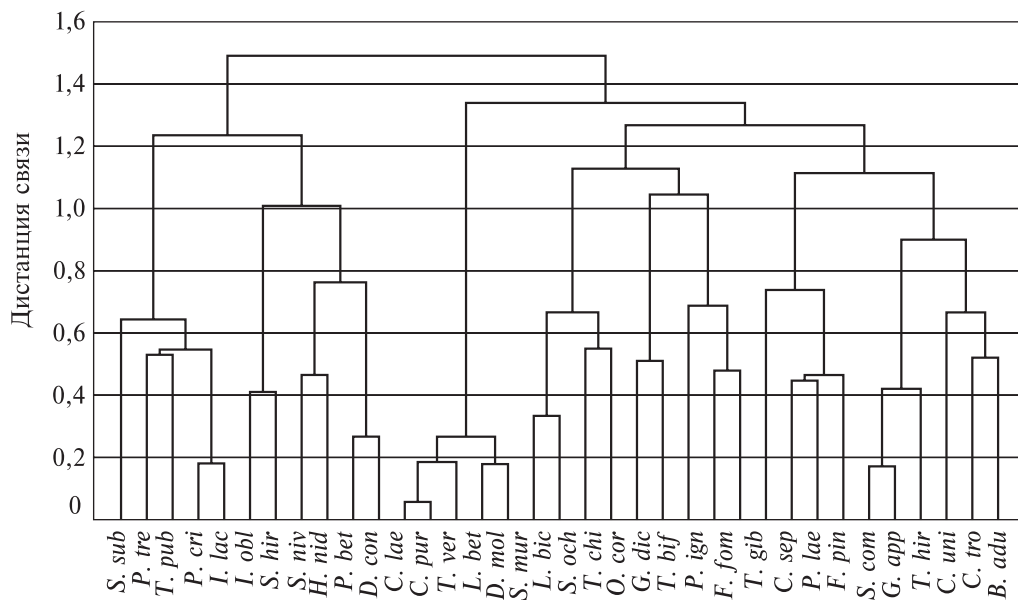


Рис. 13. Ценотическая сопряженность видов в лесостепи.

ших мощный кустарниковый ярус. Это транскортикальные *Fomitopsis pinicola*, *Phellinus laevigatus*, раневый *Trametes gibbosa*, факультативный стволовой паразит *Climacodon septentrionalis*.

Шестой кластер образуют в основном ксеротолерантные раневые виды, характерные для открытых, поросших травой вырубок и населенных пунктов: *Schizophyllum commune*, *Ganoderma lipsiense*, *Trametes hirsuta*, *Cerrena unicolor*, *Coriolopsis trogii*, *Bjerkandera adusta*.

Таким образом, при кластерном анализе зональных *Betula*-ксиломикокомплексов на градиенте от лесотундры до лесостепи Западно-Сибирской равнины отмечаются усложнение структуры дендрита, изменение экологической интерпретации кластеров и экологических дистанций между видами, перемещение видов из одних ценоотических кластеров в другие.

Интересно проследить зональное изменение ценоотической приуроченности некоторых отдельных видов. Наибольшее ее постоянство характерно для первичных стволовых видов, многочисленных, с четкой субстратной специализацией. В целом типичные раневые грибы имеют более определенную ценоотическую приуроченность, чем транскортикальные. Таковы *Trametes versicolor*, *T. ochracea*, *Lenzites betulina*, характерные для вырубок любой интенсивности в самых различных лесах Западной Сибири. Близки к ним в этом плане пионерные виды *Cylindrobasidium leave* и *Chondrostereum purpureum*. Постоянна по всему региону ценоотическая приуроченность специфических гаревых видов *Ruynoporus cinnabarinus* и *Gloeophyllum sepiarium*, хотя они и немногочисленны. Среди транскортикальных грибов в этом плане выделяется *Fomes fomentarius*, во всех подзонах предпочитающий наиболее сомкнутые спелые леса, хотя широко распространен и в других ценозах лесного ряда.

Большой зональной изменчивостью обладает ценоотическая приуроченность вторичных видов. Так, *Fomitopsis pinicola*, рассматриваемый в качестве вторичного аналога *Fomes fomentarius*, только от средней тайги до подтайги тяготеет к тем же лесным ценозам, а в маргинальных лесных подзонах более свойствен горям и трансформированным огнем крупноствольным редколесьям, соответственно переходя в другие ценоотические плеяды. Среди раневых видов *Cerrena unicolor*, рассматриваемый в качестве вторичного аналога комплекса *Trametes versicolor* + *T. ochracea*, в лесотундре, северной тайге, подтайге и лесостепи входит в одну с ним плеяду грибов, свойственных рубкам, а в средней и южной тайге этот вид переходит в плеяду грибов, тяготеющих к заболоченным редколесьям.

Еще большей зональной изменчивостью в этом плане отличаются веточно-вершинные виды грибов. Так, транскортикальный *Piptoporus betulinus* в лесотундре наиболее часто встречается на горях, в северной тайге — в молодых суходольных редколесьях, в средней тайге — в заболоченных лесах, в южной тайге и подтайге — в сомкнутых лесах, в лесостепи — в пирогенных мелколесьях. Раневый *Stereum hirsutum* в лесотундре и северной тайге наиболее характерен для разного рода рубок, в средней тайге — для гарей, в южной тайге — для нарушенных молодняков, в подтайге — для лесов, пройденных низовыми пожарами, в лесостепи — для мелколесий.

Ряд термофильных видов (*Steccherinum murashkinskyi*, *Climacodon pulcherrimus*, *Coriolopsis trogii* и др.) на северном пределе своего распространения обитает в основном на горячих, входя в соответствующие ценотические плеяды, южнее проявляя иную ценотическую приуроченность. Напротив, некоторые гигрофильные виды (*Phellinus igniarius*, *Inonotus radiatus*) на юге своего распространения в регионе тяготеют к заболоченным местообитаниям.

В целом с продвижением на север вместе с увеличением влажности и замедлением биологических процессов (в том числе отмирания живых тканей деревьев) усиливаются раневые свойства грибов. Напротив, при продвижении на засушливый юг Западной Сибири, вместе с уменьшением сроков усыхания погибающих деревьев усиливаются транскортикальные свойства грибов, что особенно значимо для семикортикальных веточных видов (*Irpex lacteus*, виды рода *Stereum* и др.). Так, на севере региона *Piptoporus betulinus* иногда отмечается на раневой древесине, чего почти не случается в его южной части.

Таким образом, проведенный кластерный анализ ксиломикокомплекса демонстрирует ряд закономерностей его формирования и структуры на внутри- и межзональном уровнях. Вместе с тем в силу заложенной в нем последовательной одномерности он не может в достаточной степени охватить сложность организации ксиломикобиоты на высоком уровне обобщения и определить фундаментальные свойства видов. Выстраиваемые кластеры, характеризующие экологическую близость видов и их ценотические плеяды, очень изменчивы по своей структуре и качественному составу. Они показывают только преобладающую в данных условиях экологическую тактику видов. Выявляемые по основным кластерам ценотические плеяды складываются из разных по экологии видов и слабо отражают их системные отношения. Очевидно, что и кластерный анализ микобиоты на уровне микоценоэчейки не свободен от этих недостатков. Отдав должное кластерному анализу и определив его область применения, можно перейти к рассмотрению более универсальных закономерностей организации ксиломикобиоты.

Глава 5

ПОСТРОЕНИЕ ЕДИНОЙ МОДЕЛИ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

5.1. ПРИНЦИПЫ ПОСТРОЕНИЯ МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ

Итак, отражением фундаментальных закономерностей организации ксиломикокомплекса, судя по всему, может стать его единая многомерная матрица, где каждый вид координирован относительно прочих в соответствии с экологическими факторами, определяющими облик грибного сообщества. Такая матрица, в сущности, близка к моделям эмпирико-статистического типа с элементами самоорганизации [Ивахненко, 1982; Розенберг, 1984], в основу которых кладутся исходная (первичная) матрица и критерии качества модели, т.е. условия разворачивания этой матрицы, позволяющие достичь поставленных целей.

В силу отсутствия готового алгоритма из совокупности методов ее построения ведущим является не очень популярный ныне метод постепенного «вживания в материал», результаты которого, однако, могут быть отслежены и проверены по вполне объективным критериям.

Основанием для координации видов в рамках такой матрицы является их экологическая сопряженность, рассмотренная выше. Вторым важным принципом должен стать градиентный порядок видов в матрице. Причем градиентность не может распространяться только на выстраивание видов вдоль экологических факторов. Она должна сопровождаться и соответствующим плавным изменением их численности в выстраиваемых рядах (согласно законам статистического распределения и экологического оптимума), а также и градиентным изменением морфологических параметров грибов (их базидиом), связанных с экологией через понятие жизненной формы [Пармасто, 1965; Бондарцева, 1972, 1974] или более конкретно — экоморфы [Алеев, 1986]. Наиболее общим правилом построения матрицы в этом плане должен стать эколого-морфологический континуум, переводящий градиентность в нелинейное измерение. Третий принцип — периодичность (цикличность) строения матрицы — истекает уже из необходимости организации ее эколого-морфологического континуума, образец для чего дает система химических элементов Д.И. Менделеева, конкретно воплощающая в себе циклический закон мироздания. Методологически важным в этом плане представляется сформулированный Ю.Г. Алеевым «периодический закон развития живых систем», в соответствии с которым «исходные системы в результате акта агрегации становятся подсистемами нового, более высокого уровня структурной сложности» [1986, с. 65]. В некоторых спорных случаях наводящим моментом координации вида может стать его таксономическая близость с другими видами, устанавливаемая, как известно, на основании глубинного структурного сходства, связанного с филогенией и отражающего эволюционный аспект экологических адаптаций [Пианка, 1981; Змитрович, Спирин, 1985]. Целесообразно при координации и обращение к синонимике, которая далеко не всегда свидетельствует о филогенетической близости видов, но часто указывает на сходство их экоморф и некоторых микроструктур. Поскольку координируемые в матрице виды могут принадлежать к разным флористическим комплексам [Попов, 1963], необходимо отслеживать их географическую совместимость в рядах.

Для построения основы матричной модели ксилотики комплекса взяты материалы количественного учета афиллофороидных макромицетов на древесине березы, проведенного нами в разных природных зонах Западной Сибири (67 видов) (см. рис. 1). Кроме того, по ходу построения матрицы были использованы представленные выше литературные данные о распространении грибов на древесине березы по всему ее циркумбореальному ареалу (иногда с указанием их относительной численности и особенностей экологии на этой породе). Всего насчитывается более 160 видов рассматриваемого филума, отмеченных на древесине березы, что составляет большую часть его разнообразия в бореальных лесах. Констатация в ходе работы все новых и новых фактов нахождения на березе видов, обычно указываемых на хвойных, продемонстрировала вероятность развития на ней большинства ареалогически пересекающихся видов

данного грибного филума [Арефьев, 2009a]. В пользу этого свидетельствуют и опыты по культивированию дереворазрушающих грибов на древесине не собственных им пород [Рипачек, 1967]. Принципиально оправдано включение в матрицу и таких видов, вероятность встречи которых на березе близка к нулю или даже равна нулю, поскольку обнуление ячеек матрицы не отменяет ее закономерностей. Таким образом, целесообразно оказалось рассмотреть в рамках матрицы практически все распространенные в бореальной зоне виды филума.

На завершающем этапе исследований в матрицу включено более 250 видов афиллофороидных макромицетов (см. список гл. 2), отвечающих характерному для трутовиков диапазону строения базидиом (исключая распростертые однолетники и ветвящиеся формы), что, в соответствии с учением о жизненных формах грибов [Бондарцева, 1974], обеспечило отбор естественной экологической группировки сопоставимых видов, в другом аспекте — филума грибов. В ряде случаев в рассмотрение включены и виды, примыкающие к экоморфологическому ядру данного филума, что позволило наметить его переходы к другим близким филумам грибов (например, агарикоидам), имеющим, очевидно, близкие закономерности биотической организации. Таким образом, всего в матричной модели *Betula*-ксиломикокомплекса скоординировано около 300 видов.

Как уже отмечалось, в синтаксономическом отношении [Миркин и др., 1989] ксиломикокомплекс березы на высоких уровнях обобщения определяется как мероценоз, на более низком — как мероценоз (естественная структурная часть, подсистема биоценоза, консортивное грибное сообщество), на элементарном ценотическом уровне он соответствует микоценоячейке. Синтаксономическая масштабность ксиломикокомплекса не имеет принципиального значения, если его рассматривать как фрактал — структуру, состоящую из частей, которые в каком-то смысле подобны целому [Mandelbrot, 1975; Гелашвили, Розенберг, 2002], причем фрактал в различных аспектах организации биоты. Такое представление отвечает важному для построения единой модели ксиломикокомплекса принципу минимальной достаточности. Он проявляется также в выделении из числа факторов дифференциации ксиломикокомплекса основных, координирующих модель (матрицу), и в сведении их к числу градаций, достаточному для определения уникального места каждого вида, соответствующего одной ячейке матрицы.

Построение модели предваряет ординация видов внутри отдельных ее факторных блоков. Предыдущий анализ показал, что развитие грибов определяют четыре основных фактора — гидротермический режим, сохранность коры (барьерность), объем субстрата и стадия разложения древесины. Так, в плане гидротермической валентности виды могут быть сгруппированы по степени сходства их широтно-зонального распределения на территории Западно-Сибирской равнины, имеющей четкий гидротермический градиент. Данные на этот счет с отнесением видов к той или иной градации опубликованы В.А. Мухиным [1993]. Однако в настоящей работе речь идет о ксиломикокомплексе березы, развитие грибов в котором имеет некоторую специфику, о чем можно судить по нашим данным (см. табл. 6); кроме того, число градаций желательно свести к минимуму.

Для условий умеренной зоны нами выделены четыре основные гидротермические группы грибов. Первая — эврибионтные виды, наиболее широко распространенные, не имеющие выраженного широтно-зонального ценооптимума или со слабо выраженным ценооптимумом в средней части лесной зоны (может быть асимметричен), как правило, наиболее многочисленные, осваивающие самые разные местообитания. Вторая — гигрофильные, в той или иной степени психротолерантные бореально-гипоарктические и горно-таежные виды. Третья — термофильные, обычно в той или иной мере ксеротолерантные бореально-лесостепные виды. Четвертая — мезофильные неморальные виды, стенобионтные в условиях Западной Сибири, изредка встречающиеся и тяготеющие к гидротермическому оптимуму региона (южная тайга).

На стадийном градиенте (по стадии разложения древесины и порядку в сукцессии) выделены две градации видов: первичные (включая так называемые пионерные) и вторичные. К числу вторичных отнесены не только грибы, появляющиеся на поздних стадиях разложения, но и грибы, развивающиеся на корнях и погруженной в почву древесине, поскольку они тесно связаны с полуразложившимся древесным детритом почвы и лесной подстилки.

На пространственном градиенте (по месту гриба в объеме древесины) также выделены две градации видов: стволовые и периферийные. Первые, как правило, заселяют большие по объему субстраты, соотносимые с основной частью ствола спелого дерева; для них характерны крупные базидиомы. Типичными для этой градации являются паразиты — возбудители центральных гнилей, свойственные старым перестойным древостоям. К числу периферийных отнесены виды, характерные для вершин и ветвей деревьев, для подроста, а также заболонные грибы (р. *Trichaptum* и др.), свойственные как кроне, так и стволу дерева, и грибы, развивающиеся на отмерших базидиомах стволовых видов трутовиков. В целом периферийные грибы более характерны для молодых. Поскольку внутренняя среда малых субстратов и периферии ствола обладает слабой автономностью гидротермического режима по отношению к внешней среде, периферийные грибы в целом более устойчивы к экстремальным условиям, чем стволовые. Первичные грибы, адаптированные к существованию на стоячих субстратах, более устойчивы к погодно-климатическим колебаниям, чем вторичные, развивающиеся на валежнике в контакте с инерционным почвенным телом, а зимой сохраняющиеся под снегом.

На градиенте барьерно-субстратного фактора (и соответственно проникающей способности грибов) выделены пять градаций грибов в диапазоне от типичных транскортикальных до типичных раневых.

5.2. ОПИСАНИЕ МАТРИЧНОЙ МОДЕЛИ

Итак, матрицу координируют четыре факторных градиента. Это определяет четырехмерный объем, что для наглядного изображения на плоскости требует разворачивания матрицы (рис. 14). Поскольку по отношению к пространственному и стадийному градиентам мы выделяем только по две градации видов в каждом (соответственно «первичные — вторичные» и «стволовые — периферийные»), они образуют четыре парных сочетания, т.е. четыре подобных друг

№ п/п и в полу- цикле 1-5	Первичный вид (стволовой / периферийный)										Вторичный вид (стволовой / периферийный)											
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10
2	2	1	2	3	4	5	4	3	2	1	2	2	1	2	3	4	5	4	3	2	1	2
8	M-6																					M-6
9	T-5	M-4																			M-4	T-5
10	Э-4	T-3	M-4																	M-4	T-3	Э-4
11	Г-3	Э-2	T-3	M-4															M-4	T-3	Э-2	Г-3
12	(M-4)	Г-3	Э-4	T-5	M-6														M-6	Т-5	Э-4	(M-4)
13		(M-4)	Г-5	Э-6	T-7	M-8											M-8	T-7	Э-6	Г-5	(M-4)	
14			(M-6)	Г-7	Э-8	T-9	M-8									M-8	T-9	Э-8	Г-7	(M-6)		
15				(M-8)	Г-9	Э-10	T-9	M-8							M-8	T-9	Э-10	Г-9	(M-8)			
16					(M-8)	Г-9	Э-8	T-7	M-6					M-6	T-7	Э-8	Г-9	(M-8)				
17						(M-8)	Г-7	Э-6	T-5	M-4		M-4	T-3	Э-4	Г-5	Г-7	(M-8)					
18							(M-6)	Г-5	Э-4	T-3	M-4	M-4	T-3	Э-4	Г-5	(M-6)						
19								(M-4)	Г-3	Э-2	T-3	T-3	Э-2	Г-3	(M-4)							
20									(M-4)	Г-3	Э-4	Э-4	Г-3	(M-4)								
20									(M-4)	Г-3	Э-4	Э-4	Г-3	(M-4)								
19								(M-4)	Г-3	Э-2	T-3	T-3	Э-2	Г-3	(M-4)							
18							(M-6)	Г-5	Э-4	T-3	M-4	M-4	T-3	Э-4	Г-5	(M-6)						
17						(M-8)	Г-7	Э-6	T-5	M-4			M-4	T-5	Э-6	Г-7	(M-8)					
16					(M-8)	Г-9	Э-8	T-7	M-6					M-6	T-7	Э-8	Г-9	(M-8)				
15																						
14																						
13			(M-6)	Г-7	Э-8	T-9	M-8										M-8	T-9	Э-8	Г-7	(M-6)	
12	(M-4)	Г-3	Э-4	T-5	M-6																	
11																						
10																						

Рис. 14. Схема развернутой эколого-морфологической матрицы Betula-ксилотококомплекса.

Заливкой показан цикл от типичных трансформационных до типичных раневых видов (от 1 до 5 в строках и столбцах и от 2 до 10 в ячейках — по сумме номера строки и столбца). Стрелками указано направление продольного сворачивания диагональной развертки слоев матрицы в рамках цикла, соответствующее нумерации ячеек. В поперечной развертке слоев обозначены ряды мезофильных (М), термофильных (Т), эврибионтных (Э) и тигрофильных (Г) видов.

другу подструктуры матрицы (слоя). На плоскости эти слои изображаются отдельно, зеркально по отношению друг к другу. Гидротермический градиент из четырех градаций и градиент проникающей способности грибов из пяти градаций, пересекаясь друг с другом, пронизывают всю структуру матрицы и создают систему координат в каждом ее слое.

Формат издания не позволяет привести полный развернутый вариант матрицы, поэтому принципиальный план ее строения показан на схеме (см. рис. 14), а каждый слой с указанием скоординированных в нем видов представлен отдельной таблицей (табл. 11–14). Первичные виды размещены в левой, вторичные — в правой, стволовые — в верхней, периферийные — в нижней части матрицы. Соответственно слои обозначены сочетанием начальных букв ПС, ПП, ВС, ВП. Все слои матрицы построены единообразно и могут быть наложены друг на друга в рамках единой проекции. При этом ячейки из разных слоев, имеющие одинаковые цифровые координаты, оказываются столь же близки, что и смежные ячейки одного слоя, это же относится и к вписанным в ячейки видам, например, *Piptoporus betulinus* (слой ПП) — *Fomes fomentarius* (слой ПС); *Inonotus obliquus* (ПП) — *Gloeoporus dichrous* (ВП); *Stereum hirsutum* (ПП) — *Tyromyces chioneus* (ВС) и др.

Цифровые координаты каждого вида (ячейки) определяются сочетанием номера столбца и строки. Поскольку матрица бесконечна, для удобства типичным транскортикальным видам присваивается порядковый номер 11, отсчет от которого ведется в обе стороны. Параллельный порядковому циклический номер показывает место вида в повторяющемся пятичленном ряду (полуцикле) от типично транскортикальных грибов, заселяющих усохшие на корню деревья с целостной корой (ордината 1) до типичных раневых грибов, поражающих, например, порубочные пни (ордината 5). Между крайними членами цикла в порядке постепенного изменения свойств, сопряженного с морфологическими параметрами базидиом, расположены слабо специализированные в отношении жизненного состояния субстрата семикортикальные виды. Наиболее полную характеристику вида в этом плане дает сумма циклических номеров строки и столбца, которая изменяется от 2 (типичные транскортикальные грибы) до 10 (типичные раневые) (рис. 14).

Необходимо отметить, что координаты вида указывают его наиболее вероятную экологическую нишу, точнее ее матричный центр. В природе возможно обнаружение вида и в менее характерных для него условиях (соответствующих смежным ячейкам матрицы), вплоть до весьма далеких от нормы условий (в редких случаях). Ограничение фундаментальной ниши до пределов реализованной ниши происходит обычно вследствие межвидовой конкуренции. Учитывая некоторое непостоянство положения реализованной ниши внутри фундаментальной [Северцов, 2004], вероятно, проявляющееся у трутовиков в феномене их эколого-географической изменчивости [Торіћ, 1991; Бондарцева и др., 1992], матричные координаты вида интерпретируются как его усредненная ниша.

Введение транскортикально-раневого цикла, с одной стороны, усложняет матрицу. С другой стороны, такая метамеризация матрицы обеспечивает закономерное соблюдение важнейшего принципа ее построения — сопряженной постепенности изменения всех параметров ординируемых видов в столь большом массиве. Названный цикл гармонично накладывается на экоморфологи-

Матричный слой ПС стволовых видов

№, цикл	Распада- ющийся лес	Распадающиеся редкоlesia	Усыхающий лес	Редкоlesia	Сомкнутый лес	Редкоlesia
	7 (5)	8 (4)	9 (3)	10 (2)	11 (1)	12 (2)
7 (5)	<i>Antrodia albi- da</i> 1	<i>Gloeophyllum abietinum</i> +	<i>Gloeophyllum trabeum</i> +			
8 (4)	<i>Gloeophyllum sepiarium</i> 27	<i>Gloeophyllum protractum</i> +	<i>Gloeophyllum odoratum</i>	<i>Melanoporia castanea</i>		
9 (3)	<i>(Gloeophyllum trabeum)</i>	<i>Porodaedalea chrysoloma</i> +	<i>Porodaedalea niemelaei</i>	<i>Porodaedalea pini</i> +	<i>Fomitiporia robusta</i> +	
10 (2)		<i>Porodaedalea gilva</i> +	<i>Porodaedalea conchata</i> +	<i>Phellinus nig- ricans</i> 2187	<i>Phellinus po- pulicola</i> +	<i>Pyrofomes de- midoffii</i>
11 (1)			<i>Phellinus everhartii</i> +	<i>Phellinus igni- arius</i> +	<i>Fomes fo- mentarius</i> 9574	<i>Laricifomes officinalis</i>
12 (2)				<i>Phellinus va- ninii</i>	<i>Haploporus suaveolens</i> +	<i>Daedaleopsis confragosa</i> +
13 (3)					<i>Perenniporia ohiensis</i>	<i>Trametes sua- veolens</i> 1
14 (4)						<i>Trametes villosa</i>
15 (5)						
16 (4)						
17 (3)						
18 (2)						
19 (1)						

Таблица 11

Betula-ксиломикокомплекса

Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес
13 (3)	14 (4)	15 (5)	16 (4)	17 (3)	18 (2)	19 (1)
<i>Daedalea quercina</i>						
<i>Trametes ljubarskyi</i> 2	<i>Daedalea dickinsii</i> +					
<i>Trametes hirsuta</i> 32	<i>Trametes tephroleuca</i> +	<i>Lenzites acuta</i>				
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> 26	<i>Trametes ochracea</i> (1000)	<i>Trametes gibbosa</i> 123	<i>Lenzites warnerii</i>			
<i>Pycnoporus sanguineus</i>	<i>Trametes velutina</i> +	<i>Trametes versicolor</i> (1046)	<i>Lenzites betulina</i> 449	<i>Corioloopsis gallica</i>		
	<i>Flaviporus brownii</i>	<i>Dichomitus squalens</i> +	<i>Cerrena unicolor</i> 1262	<i>Corioloopsis trogii</i> 27	<i>Fuscoporia contigua</i> +	
		(<i>Corioloopsis gallica</i>)	<i>Diplomitoporus flaescens</i>	<i>Trametes cervina</i> 17	<i>Fuscoporia viticola</i> +	<i>Fuscoporia ferrea</i> +
			(<i>Fuscoporia contigua</i>)	<i>Diplomitoporus crustulinus</i> +	<i>Inonotus obliquus</i> 1281	<i>Fomitiporia punctata</i> 15
				<i>Inonotus hastifer</i>	<i>Diplomitoporus lindbladii</i> +	<i>Phellinus laevigatus</i> 304

Примечание. Штриховка ячеек (здесь и далее): диагональная — эврибионтные виды, вертикальная — термофильные, горизонтальная — гигрофильные, нет штриховки — мезофильные; указано наличие или число находок вида на березе.

Матричный слой ПП периферийных видов *Betula*-ксиломикокомплекса

№, цикл	Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес
	8 (4)	9 (3)	10 (2)	11 (1)	12 (2)	13 (3)
10 (2)						
11 (1)						
12 (2)						
13 (3)						Первичные
14 (4)						
15 (5)						<i>Stereum striatum</i>
16 (4)					<i>Hymenochaete rubiginosa</i>	<i>Auriculariopsis ampla</i>
17 (3)				<i>Nigroporus ussuriensis</i>	<i>Datronia scutellata</i>	<i>Datronia stereoides</i> 5
18 (2)			<i>Hexagonia nitida</i>	<i>Daedaleopsis confragosa</i> f. <i>bulliardii</i> +	<i>Daedaleopsis confragosa</i> f. <i>rubescens</i> +	<i>Datronia mollis</i> 94
19 (1)		<i>Inonotus glomeratus</i> +	<i>Inonotus radiatus</i> 133	<i>Piptoporus betulinus</i> 3788	<i>Ischnodrama resinosum</i> 7	<i>Poronidulus conchifer</i>
20 (2)	<i>Phylloporia ampelina</i>	<i>Phylloporia ribis</i>	<i>Hapalopilus rutilans</i> 137	<i>Inocutis rheaides</i> 1	<i>Inonotus nodulosus</i> +	
21 (3)	<i>Tyromyces kmetii</i> +	<i>Pycnoporellus fulgens</i> 8	<i>Hapalopilus taxi</i>	—		
22 (4)	<i>Postia leucomallella</i>	<i>Postia lateritia</i>	—			

(с зоной перехода от первичных грибов к вторичным)

Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес	Редколесья
14 (4)	15 (5)	16 (4)	17 (3)	18 (2)	19 (1)	20 (2)
				—	<i>Columnocystis abietina</i>	—
			<i>Hymenochaete corrugata</i>	<i>Columnocystis ambigua</i>	<i>Thelephora terrestris</i> +	<i>Gloiodon strigosus</i>
Переходящие к вторичным		<i>Peniophora versiformis</i>	<i>Laurilia sulcata</i>	<i>Hymenochaete tabacina</i> 8	<i>Boreostereum radiatum</i> +	<i>Lopharia mirabilis</i>
	<i>Amylostereum areolatum</i>	<i>Amylostereum chailletii</i> ?	<i>Cystostereum murraini</i> +	<i>Laxitextum bicolor</i> 37	<i>Lopharia cinerascens</i>	
<i>Stereum ochraceoflavum</i>	<i>Stereum rugosum</i> 2	<i>Stereum hirsutum</i> 821	<i>Stereum subtomentosum</i> 707	<i>Stereum ostrea</i> +		Переходящие к вторичным
<i>Cytidia salicina</i> +	<i>Cylindrobasidium evolvens</i> 263	<i>Stereum sanguinolentum</i> 3	<i>Stereum gausapatum</i>		Первичные	
<i>Chondroterium pupureum</i> 187	<i>Punctularia strigoso-zonata</i> 2	<i>Xylobolus subpileatus</i> +				
<i>Byssomerulius corium</i> 2	<i>Porostereum spadiceum</i>					
<i>Dichomitus campestris</i>						

Матричный слой ВС вторичных стволовых видов *Betula-*

№, цикл	Редколесья	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающиеся лес
	20 (2)	19 (1)	18 (2)	17 (3)	16 (4)	15 (5)
9 (3)						
10 (2)						
11 (1)						Линия дихотомии слоя
12 (2)						
13 (3)						<i>Bjerkandera fumosa</i> +
14 (4)					<i>Pilatoporus spraguei</i> +	<i>Bjerkandera adusta</i> 1652
15 (5)				<i>Pilatoporus epileucinus</i> +	<i>Postia alni</i> 2	<i>Postia subcaesia</i> 2
16 (4)			<i>Tyromyces fissilis</i> +	<i>Postia lactea</i> +	<i>Postia tephroleuca</i> 5	<i>Postia caesia</i> 1
17 (3)		<i>Oxyporus populinus</i> 2	<i>Oligoporus stipticus</i> +	<i>Oligoporus balsameus</i> +	<i>Postia fragilis</i>	<i>Auriporia pileata</i>
18 (2)	<i>Oxyporus obducens</i> 1	<i>Oxyporus ravidus</i> (50)	<i>Oxyporus borealis</i> +	<i>Parmastomyces mollissimus</i>	<i>Tyromyces alborubescens</i>	
19 (1)	<i>Oxyporus corticola</i> 663	<i>Rigidoporus crocatus</i> 4	<i>Physiporus vitreus</i> +	<i>Oxyporus phellodendri</i>		Линия дихотомии слоя
20 (2)	<i>Oligoporus sericeomollis</i> +	<i>Inonotopsis subiculosa</i> +	<i>Rigidoporus undatus</i>			
21 (3)	<i>Oligoporus rennyi</i>	<i>Oxyporus philadelphii</i>				<i>Bjerkandera fumosa</i> +

ксиломикокомплекса (обозначена дихотомия слоя)

Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья
14 (4)	13 (3)	12 (2)	11 (1)	10 (2)	9 (3)	8 (4)
			<i>Perenniporia fraxinea</i> +	<i>Heterobasidion annosum</i> +	<i>Perenniporia subacida</i> +	<i>Postia undosa</i> +
		<i>Ganoderma australe</i> +	<i>Fomitopsis cajanderi</i> +	<i>Heterobasidion parvaporum</i> +	<i>Peltophilus nigrolimitatus</i>	<i>Perenniporia japonica</i>
	<i>Spongipellis spumeus</i> 2	<i>Ganoderma lipsiense</i> 147	<i>Fomitopsis pinicola</i> 1227	<i>Fomitopsis rosea</i> 2	<i>Perenniporia ochroleuca</i>	
<i>Spongipellis pachiodon</i>	<i>Climacodon septentrionalis</i> 7	<i>Ischnoderma benzoinum</i> ?	<i>Amylocystis lapponica</i>	<i>Spongipellis delectans</i>		
<i>Climacodon pulcherrimus</i> 3	<i>Tyromyces chioneus</i> 36	<i>Leptoporus mollis</i>	<i>Hapalopilus croceus</i>			
<i>Trametes pubescens</i> 77	<i>Tyromyces galatinus</i> +	<i>Tyromyces aurantiacus</i>				—
<i>Tyromyces fumidiceps</i> +	<i>Postia leucospongia</i>				<i>Loweomyces fractipes</i> +	<i>Postia guttulata</i>
<i>Pilatoporus ibericus</i>				<i>Abortiporus biennis</i> +	<i>Osteina obducta</i> +	<i>Oligoporus floriformis</i> +
			<i>Ischnoderma scaurum</i> +	<i>Phaeolus schweinitzii</i> +	<i>Climacocystis borealis</i> +	<i>Oligoporus ptychogaster</i> +
		<i>Fistulina hepatica</i> +	<i>Ganoderma lucidum</i> +	<i>Onnia leporina</i>	<i>Onnia tomentosa</i> +	<i>Ischnoderma trogii</i>
	<i>Inonotus dryadeus</i> +	<i>Laetiporus sulphureus</i> I	<i>Ganoderma carnosum</i> 2	<i>Onnia triquetra</i>	<i>Heterobasidion insulare</i>	
<i>Spongipellis pachiodon</i>	<i>Climacodon septentrionalis</i> 7	<i>Ischnoderma benzoinum</i> ?	<i>Ganoderma valesiacum</i>	<i>Ganoderma resinaceum</i>		
<i>Climacodon pulcherrimus</i> 3	<i>Tyromyces chioneus</i> 36	<i>Leptoporus mollis</i>	<i>Inocutis hispidus</i>			

Матричный слой ВП вторичных периферийных видов *Betula-*

№, цикл	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья
	21 (3)	20 (2)	19 (1)	18 (2)	17 (3)	16 (4)
22 (4)	—	—				—
21 (3)	—	—	—			
20 (2)	<i>Climacodon septentrionalis</i> 7	<i>Hericium coralloides</i> 7	<i>Dentipellis fragilis</i>	<i>Leucophellinus irpexoides</i>		
19 (1)	<i>Hericium erinaceum</i>	<i>Creotophus cirrhatus</i>	<i>Trichapum biforme</i> 2000	<i>Trichaptum abietinum</i> +	<i>Steccherinum robustius</i>	
18 (2)		<i>Steccherinum asustum</i>	<i>Steccherinum murashkinskyi</i> 138	<i>Steccherinum ochraceum</i> 627	<i>Skeletocutis lilacina</i>	<i>Castanoporus castaneus</i>
17 (3)		Линия дихотомии слоя	<i>Steccherinum narymicum</i>	<i>Junghuhnia pseudozillingiana</i> +	<i>Merulius tremellosus</i> 251	<i>Plicatura nivea</i> 3
16 (4)				<i>Castanoporus castaneus</i>	<i>Phlebia rufa</i> +	<i>Phlebia radiata</i> (15)
15 (5)					<i>Ceriporia reticulata</i>	<i>Ceriporia purpurea</i>
14 (4)						<i>Ceriporia excelsa</i>
13 (3)						
12 (2)						
11 (1)						
10 (2)						

ксиломикокомплекса (обозначена дихотомия слоя)

Распадающийся лес	Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес
15/23' (5)	14/22' (4)	13/21' (3)	12/20' (2)	11/19' (1)	10/18' (2)	9 (3)
<i>Schizophyllum commune</i> 63	<i>Panellus stypiticus</i> 50	<i>Panellus mitis</i> +	—			
—	<i>Plicatura crispa</i> 180	<i>Panellus serotinus</i> +	<i>Panellus violaceofulvus</i> +	<i>(Antrodiella foliaceodentata)</i>		
	<i>Hydnochaete tabacinoides</i>	<i>Daedaleopsis tricolor</i> (800)	<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> 2	<i>Trichaptum laricinum</i>	<i>Trichaptum subhartaceum</i>	
		<i>Antrodiella foliaceodentata</i> 1	<i>Daedaleopsis septentrionalis</i> (1086)	<i>Trichaptum biforme</i> 2000	<i>Trichaptum abietinum</i> +	<i>Steccherinum robustius</i>
			<i>Steccherinum asustum</i>	<i>Steccherinum murashkinskyi</i> 138	<i>Steccherinum ochraceum</i> 627	<i>Skeletocutis lilacina</i>
<i>Ceriporia reticulata</i>			Линия дихотомии слоя	<i>Steccherinum narymicum</i>	<i>Junghuhnia pseudozillingeriana</i> +	<i>Merulius tremellosus</i> 251
<i>Ceraceomerulius albostriatus</i>	<i>Ceriporia excelsa</i>				<i>Castanoporus castaneus</i>	<i>Phlebia rufa</i> +
<i>Ceraceomerulius serpens</i> (10)	<i>Ceriporiopsis resinascens</i> +	<i>Ceriporiopsis gilvoscens</i>				<i>Ceriporia reticulata</i>
<i>Gelatoporia pannocincta</i> (10)	<i>Meruliopsis taxicola</i> 2	<i>Skeletocutis carneogrisea</i> +	<i>Skeletocutis ochroalba</i>			
<i>Ceriporiopsis gilvoscens</i>	<i>Skeletocutis subincarnata</i> +	<i>Skeletocutis amorphia</i> +	<i>Piloporia sajanensis</i>	<i>Antrodiella americana</i>		
	<i>Loweomyces wynnei</i> +	<i>Skeletocutis nivea</i> 25	<i>Gloeoporus dichrous</i> 292	<i>Antrodiella incrustans</i> +	<i>Antrodiella onychoides</i>	
		<i>Antrodiella hoehnelii</i> +	<i>Junghuhnia semisupiniforme</i>	<i>Antrodiella semisupina</i> 20	<i>Antrodiella citronella</i> +	<i>Antrodiella romellii</i> +
			<i>Antrodiella onychoides</i>	<i>Antrodiella faginea</i> +	<i>Schizopora paradoxa</i> +	<i>Ceriporiopsis aneirina</i> +

ческие градиенты, которые хорошо прослеживаются во всех слоях матрицы. Так, в слое ПС в ряду эврибионтов из 17 видов (в табл. 14 представлена часть ряда) наблюдается постепенный переход характерной экоморфы базидиомы, начиная с многолетней распростертой (*Antrodia crassa*), далее к менее долговечным формам — распростертой (*A. xantha*), полураспростертой (*A. serialis*, *A. albidia*), латеральной (*Gloeophyllum protractum*), далее к многолетней латеральной (от скошенной *Porodaedalea niemelaei* до копытообразных *Phellinus nigricans*, *Fomes fomentarius*), затем от сравнительно крупной латеральной зимующей (*Dae-daleopsis confragosa*) через промежуточные формы (*Trametes hirsute*, *T. ochracea*) к полурозетковидной (*T. versicolor*), далее к однолетним полураспростертой (*T. cervina*) и распростертой (*Inonotus obliquus*) и, наконец, вновь к многолетним распростертой (*Phellinus laevigatus*) и полураспростертой (*Pellinidium ferrugineofusum*, *Skeletocutis borealis*). В значительной степени аналогичным образом в рядах прослеживается градиентное изменение формы гименофора, консистенции и окраски базидиом.

Хотя скоординированные в данном слое виды большей частью характерны для первых стадий гниения древесины, в ряду происходит постепенный переход к грибам, длительно разрушающим древесину (*Gloeophyllum*, *Antrodia*), а завершают его типичные вторичные грибы, обычно развивающиеся в контакте с подстилкой: *Phellinidium ferrugineofusum*, *Skeletocutis borealis*. Подобные качественные взаимопереходы отмечаются и в других слоях матрицы.

Виды с разными порядковыми номерами, но одинаковыми циклическими координатами встречаются и в пределах одного матричного слоя, что указывает на их одинаковое место в системе ведущих экологических факторов данной консорции. Например, в рассмотренном выше слое термофильные *Porodaedalea pini*, *Trametes ljubarski* и *Fuscoporia viticola* по месту в барьерно-субстратном цикле имеют координаты 2 : 3 (или, равно, 3 : 2), т.е. близкие по размеру древесные субстраты, находящиеся в сходном жизненном состоянии и близких гидротермических условиях, могут осваиваться разными видами и соответственно экоморфотипами грибов. Развитие того или иного вида в таком случае происходит в зависимости от региональных особенностей микобиоты и субстрата (первый вид обитает на березе в Северной Америке, а второй — в Азии), от пространственного положения субстрата (полураспростертый *F. viticola* — на валежнике, два других вида — на стоящих стволах), от способности к паразитизму (*Porodaedalea pini*) и, вероятно, от других факторов, однако не нарушающих матричного порядка.

В других слоях матрицы ординация видов может иметь свои особенности, но критерий градиентности сохраняется неизменным. Так, в слое вторичных стволовых грибов ВС (см. табл. 13) в ряду термофильных видов наблюдается постепенный переход характерной экоморфы базидиом от многолетней распростертой до шляпочной с центральной ножкой: *Oxyporus corticola* — *O. ravidus* — *Oligoporus stipticus* — *Postia lactea* — *Postia alni* — *Bjerkandera adusta* — *Climacodon pulcherrimus* — *C. septentrionalis* — *Laetiporus sulphureus* — *G. lucidum* — *Phaeolus schweinitzii* — *Osteina obducta* — *Postia guttulata*.

В соответствии со своей специализацией по отношению к жизненному состоянию субстрата разные виды дереворазрушающих грибов ассоциируются

с древостоями, находящимися в разном состоянии, что позволяет рассматривать их в качестве индикаторов состояния древостоев, т.е. барьерно-субстратному циклу грибов соответствует аналогичный цикл состояния древостоя, обозначенный в матрице.

Типичные транскортикальные грибы, например *Fomes fomentarius* (порядковые координаты: слой ПС, столбец 11: строка 11), наиболее свойственны здоровым сомкнутым древостоям, где разрушаемый ими древесный отпад образуется в результате конкуренции и постепенного усыхания на корню угнетенных деревьев. Такие виды могут присутствовать и в других лесных местообитаниях, вплоть до вырубок, заселяя неповрежденные участки крупных порубочных или буреломных стволов, но ведущую роль в них приобретают другие грибы.

Менее типичные транскортикальные виды, например *Trichaptum fuscoviolaceum* (ВП 20 : 20), наиболее свойственны редколесьям. Этих грибов много, в частности, в лесостепи и древостоях, образовавшихся в результате низовых пожаров. Поскольку лесная среда в таких местообитаниях развита слабо, усыхание деревьев или их ветвей происходит в более жестком гидротермическом режиме. Конкуренция между деревьями также ослаблена, но она сохраняется между ветвями кроны в пределах дерева, что приводит к усыханию крупных нижних ветвей и усилению группы разлагающих их видов грибов. К таким грибам по своей изначальной природе относятся и важнейшие стволовые паразиты березы, например *Inonotus obliquus* (ПС 18 : 18), часто проникающие в ствол из усохших ветвей (так называемые «табачные сучки»). Условие заражения — хроническое ослабление ростовых процессов [Lalancette, Nickey, 1986; Арефьев, 1989, 1991, 1993, 2001ж], что наблюдается у старых деревьев, особенно в неблагоприятных по почвенно-климатическому режиму местообитаниях, например в зоне гипоарктических редколесий, где стволовые паразиты становятся доминантами ксиломикоценозов [Мухин, 1984; Природная среда..., 1995]. Возможно, высокая устойчивость стволовых паразитов березы (*Inonotus obliquus*, *Phellinus igniarius* s. l.) к неблагоприятным условиям Севера [Мухин, 1985а и др.; Черемина, 1995а] связана не только с их обитанием в автономной внутренней среде живого дерева, но и с их происхождением от весьма толерантных к абиотическим факторам веточных форм грибов.

Наименее специализированные в отношении состояния субстрата семикортикальные грибы, например *Irpex lacteus*, свойственны древостоям, усыхающим на корню в результате воздействия катастрофических для леса факторов. Особенно характерны они для горельников, но встречаются и на ветвях крупного порубочного и буреломного валежника. Такие ветви можно рассматривать как отдельные усыхающие деревья, укорененные в сохраняющем некоторое время питательные ресурсы павшем стволе. Грибы, относящиеся к этой группе, обычно немногочисленны и являются, скорее, качественным индикатором усыхающих, погибших древостоев.

Обычные некортикальные (раневые) грибы, в частности *Trametes ochracea* (ПС 14 : 14), свойственны механически распадающимся древостоям и редколесьям, например, в фазе разрушения перестойных лиственных лесов и их сменя подпологовым хвойным подростом, когда пораженные гнилями старые березы подвержены бурелому. Такие грибы обильно развиваются и на вырубках.

Близки к ним наиболее типичные раневые грибы, например *T. versicolor* (ПС 15 : 15), очень характерные для вырубок и других антропогенных местообитаний. Разделение некортикальных грибов на более и менее типичные на данном этапе кажется несущественным, но при определении параметров древостоя приобретает принципиальное значение.

Матрица показывает, что многие виды ассоциируются с двумя смежными в ряду состояния древостоя типами местообитаний. Так, полиморфный вид *Oxyporus corticola* (ВС 19 : 20) встречается как в лесах, так и в редколесьях. Для ряда неморальных видов, расположенных по периферии горизонтальных и вертикальных рядов матрицы, ассоциация с определенным состоянием леса очень расплывчата. Например, *Daedalea quercina* (ПП 13 : 11), судя по матрице, ассоциируется одновременно с сомкнутым и распадающимся лесом, что составляет, по меньшей мере, очень редкое сочетание. Это соответствует действительно крайней редкости гриба на березе.

Если грибы, проявляющие одинаковые свойства по отношению к жизненному состоянию субстрата, выстраиваются в соответствии с нумерацией строк и столбцов вдоль одной диагонали каждого слоя матрицы, то вдоль перпендикулярной ей диагонали располагаются ряды видов с одинаковой (или близкой) гидротермической валентностью (см. рис. 14). Таким образом, в середине диагональной полосы (по ее длине) выстраивается ряд гидротермических эврибионтов, встречающихся практически во всех природных зонах и, как правило, имеющих циркумбореальное распространение. Например, в слое ПП это ряд, сопровождающийся преобразованием экоморф и переходом от первичных к вторичным грибам (табл. 15): *Postia leucomallella* — *Pycnoporellus fulgens* — *Hapalopilus rutilans* — *Piptoporus betulinus* — *Daedaleopsis confragosa* f. *rubescens* — *Datronia stereoides* — *Chondrostereum purpureum* — *Cylindrobasidium evolvens* — *Stereum hirsutum* — *Cystostereum murrainii* — *Hymenochaete tabacina* — *Thelephora terrestris*. С одной стороны к нему примыкает подобный ряд термофильных, часто проявляющих ксеротолерантность грибов, распространенных преимущественно в южной половине лесной зоны и лесостепи. В данном слое это ряд: *Postia lateritia* — *Hapalopilus taxi* — *Inocutis rheades* — *Ischnoderma resinatum* — *Datronia mollis* — *Byssomerulius corium* — *Punctularia strigosozonata* — *Stereum sanguinolentum* — *Stereum subtomentosum* — *Laxitextum bicolor* — *Boreostereum radiatum* — *Gloiodon strigosus*. С другой стороны к эврибионтам примыкает ряд гигрофильных, в той или иной мере проявляющих психротолерантность грибов, распространенных преимущественно в северной части лесной зоны — в таежных лесах, иногда вплоть до тундр. В данном слое это ряд из 13 видов: — *Postia persicina* — *Tyromyces kmetii* — *Phylloporia ribis* — *Inonotus radiatus* — *Daedaleopsis confragosa* f. *bulliardii* — *Datronia scutellata* — *Auriculariopsis ampla* — *Cytidia salicina* — *Stereum rugosum* — *Amylostereum halletii* — *Laurilia sulcata* — *Columnocystis ambigua* — *C. abietinum*. Многие гигрофилы представлены нехарактерными для березы видами, способными развиваться на ее вымокшей (в частности, на «плавнике» по берегам) или горелой древесине (в кострищах, на горелых торфяниках).

Наконец, по обе стороны диагональной полосы продублирован ряд мезофильных неморальных или неморально-тропических видов (следует заметить,

что координаты видов при дублировании не изменяются, например 1 : 2 экологически равнозначно 2 : 1). Эти грибы редко встречаются на березе и тяготеют к гидротермическому оптимуму умеренной зоны, который в Западной Сибири при отсутствии неморальных лесов приходится на южную тайгу. В данном слое они представлены рядом из 10 видов: *Phylloporia ampelina* — *Inonotus nodulosus* — *Poronidulus conchifer* — *Dichomitus campestris* — *Porostereum spadiceum* — *Xylobolus subpileatus* — *Stereum gausapatum* — *S. ostrea* — *Lopharia cinerascens* — *L. mirabilis*. Помимо известных на березе видов, из неотмеченных на ней в матрице есть только некоторые грибы, по своей экологии и морфологии весьма логично вписывающиеся в отдельные пустые ячейки в ряду мезофилов (в рассмотренном ряду — *Porostereum spadiceum* и др.). Не исключается возможность развития на березе и оставшихся вне рассмотрения видов. Учитывая неограниченность рядов гидротермической валентности, такие виды в принципе могут составить их продолжение.

Не исключена также замена продублированного ряда мезофилов качественно другим по составу рядом мезофильных грибов. Частично такая замена сделана (*Lopharia cinerascens* — *Hymenochaete corrugata* и др.), в дальнейшем она, очевидно, позволит включить в матрицу все неморальные афиллофороидные макромикеты. В таком случае рядов мезофильных грибов будет два: один примыкающий к термофильному, другой — к гигрофильному ряду, возможно, с соответствующей экологической акцентуацией. То, что ряд мезофилов примыкает одновременно к рядам термофильных и гигрофильных грибов, показывает, что в целом образуется замкнутый цикл гидротермической валентности грибов: мезофилы — термофилы — эврибионты — гигрофилы — (мезофилы). Образование такого цикла весьма логично объясняется наложением родового ареала березы на схему гидротермической валентности (рис. 15). Его введение восстанавливает действительную экологическую близость многих видов, например р. *Stereum*, который при плоскостном изображении матрицы кажется разорванным. Такая цикличность составляет новое принципиальное решение, позволяющее координировать все разнообразие ксиломикокомплекса, но не нарушающее ранее установленных закономерностей.

Еще одним усложняющим картину, но необходимым «фрактальным» решением является дихотомическое разветвление слоев («удвоение комплексной плоскости» [Пайтген, Рихтер, 1993]). Так, слой вторичных стволовых видов на определенном этапе делится на две экоморфологические ветви грибов, тесно связанных с лесной подстилкой: в первой скоординированы грибы, образующие распростертые и распростерто-отогнутые базидиомы (в частности, представители семейства *Perenniporiaceae*), во второй — грибы, образующие боковую, а затем и центральную ножку (*Ganoderma lucidum*, *Phaeolus schweinitzii* и др.) (см. табл. 13). Собственно, грибы, образующие ножку, можно рассматривать уже в составе другого филума наряду с не включенными в матрицу представителями р. *Polyporus* Mich.: Fr. s. str.

По причине принадлежности к другому филуму из настоящей редакции матрицы исключены *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) Gray и *Meripilus giganteus* (Pers.: Fr.) P. Karst., образующие разветвленные базидиомы. Их координация требует дополнительной дихотомии слоя от ячейки *Laetiporus sulphureus*, для которого известна сходная по морфологии разветвленная форма *L. sulphureus* f. *serovae* Bondart-

Циклическая форма представления матрицы

№	Первичный вид (стволовой / периферийный)					
	Распадающийся лес	Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес	(Редколесья)
	5	4	3	2	1	(2)
5	<i>Antrodia albida</i>	<i>G. abietinum</i>	<i>G. trabeum</i>			
4	<i>G. sepiarium</i>	<i>G. protractum</i>	<i>G. odoratum</i>	<i>M. castanea</i>		
3	<i>G. trabeum</i>	<i>P. chrysoloma</i>	<i>P. niemelaei</i>	<i>P. pini</i>	<i>Ph. everchartii</i>	
2		<i>P. gilva</i>	<i>P. conchata</i>	<i>Ph. nigricans</i>	<i>Ph. populicola</i>	<i>F. robusta</i>
1			<i>Ph. vaninii</i>	<i>Ph. igniarius</i>	<i>F. fomentarius</i>	Циклический излом диагонали слоя
1			<i>P. ohiensis</i>	<i>H. suaveolens</i>	<i>F. fomentarius</i>	
2		<i>T. villosa</i>	<i>T. suaveolens</i>	<i>D. confragosa</i>	<i>L. officinalis</i>	<i>P. demidoffii</i>
3	<i>P. sanguineus</i>	<i>P. cinnabarinus</i>	<i>T. hirsuta</i>	<i>T. ljubarskyi</i>	<i>D. quercina</i>	
4	<i>T. velutina</i>	<i>T. ochracea</i>	<i>T. tephroleuca</i>	<i>D. dickinsii</i>		
5	<i>T. versicolor</i>	<i>T. gibbosa</i>	<i>L. acuta</i>			
(4)		<i>L. warnierii</i>				
5	<i>T. versicolor</i>	<i>L. betulina</i>	<i>C. gallica</i>			
4	<i>D. squalens</i>	<i>C. unicolor</i>	<i>C. trogii</i>	<i>F. contigua</i>		
3	<i>C. gallica</i>	<i>D. flavescens</i>	<i>T. cervina</i>	<i>F. viticola</i>	<i>F. ferruginosa</i>	
2		<i>F. contigua</i>	<i>D. crustulinus</i>	<i>I. obliquus</i>	<i>F. punctata</i>	<i>F. ferrea</i>
1			<i>I. hastifer</i>	<i>D. lindbladii</i>	<i>Ph. laevigatus</i>	
1			<i>H. rubiginosa</i>	<i>C. ambigua</i>	<i>Th. terrestris</i>	
2		<i>P. versiformis</i>	<i>L. sulcata</i>	<i>H. tabacina</i>	<i>B. radiatum</i>	<i>L. mirabilis</i>
3	<i>A. areolatum</i>	<i>A. hailletii</i>	<i>C. murrail</i>	<i>L. bicolor</i>	<i>L. cinerascens</i>	
4	<i>S. rugosum</i>	<i>S. hirsutum</i>	<i>S. subtomentosum</i>	<i>S. ostrea</i>		
5	<i>C. evolvens</i>	<i>S. sanguinolentum</i>	<i>S. gausapatum</i>			
(4)		<i>X. subpileatus</i>				
5	<i>C. evolvens</i>	<i>P. strigoso-zonata</i>	<i>P. spadiceum</i>			
4	<i>C. salicina</i>	<i>Ch. purpureum</i>	<i>B. corium</i>	<i>D. campestris</i>		
3	<i>S. striatum</i>	<i>A. ampla</i>	<i>D. stereoides</i>	<i>D. mollis</i>	<i>P. conchifer</i>	
2		<i>H. corrugata</i>	<i>D. scutellata</i>	(<i>D. confragosa</i>)	<i>I. resinosum</i>	<i>H. nitida</i>
1			<i>N. ussuriensis</i>	(<i>D. confragosa</i>)	<i>P. betulinus</i>	Циклический излом диагонали слоя
1			<i>I. glomeratus</i>	<i>I. radiatus</i>	<i>P. betulinus</i>	
2		<i>Ph. ampelina</i>	<i>Ph. ribis</i>	<i>H. rutilans</i>	<i>I. rheades</i>	<i>I. nodulosus</i>
3	—	<i>T. kmetii</i>	<i>P. fulgens</i>	<i>H. taxi</i>	<i>Ph. ampelina</i>	
4	<i>P. persicina</i>	<i>P. leucomallell</i>	<i>P. lateritia</i>	<i>Ph. ampelina</i>		
5	—	—	—			

Betula-ксиломикокомплекс

Вторичный вид (стволовой / периферийный)

(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес
(2)	1	2	3	4	5
			<i>P. tenuis</i>	—	—
		<i>P. medullapanis</i>	<i>P. narymica</i>	<i>P. leucomallell</i>	<i>P. placenta</i>
	<i>P. fraxinea</i>	<i>H. annosum</i>	<i>P. subacida</i>	<i>P. undosa</i>	—
<i>G. australe</i>	<i>F. cajanderi</i>	<i>H. parviporum</i>	<i>Ph. nigrolimitatus</i>	<i>P. japonica</i>	
Циклический излом диагонали слоя	<i>F. pinicola</i>	<i>F. rosea</i>	<i>P. ochroleuca</i>		
	<i>F. pinicola</i>	<i>A. lapponica</i>	<i>H. croceus</i>		
<i>F. hepatica</i>	<i>G. lipsiense</i>	<i>I. benzoinum</i>	<i>L. mollis</i>	<i>T. aurantiacus</i>	
	<i>S. spumeus</i>	<i>C. septentrionalis</i>	<i>T. chioneus</i>	<i>T. galactinus</i>	<i>P. leucospongia</i>
		<i>S. pachiodon</i>	<i>C. pulcherrimus</i>	<i>T. pubescens</i>	<i>T. fumidiceps</i>
			<i>B. fumosa</i>	<i>B. adusta</i>	<i>P. subcaesia</i>
				<i>P. spraguei</i>	
			<i>P. epileucinus</i>	<i>P. alni</i>	<i>P. subcaesia</i>
		<i>T. fissilis</i>	<i>P. lactea</i>	<i>P. tephroleuca</i>	<i>P. caesia</i>
	<i>O. populinus</i>	<i>O. stipticus</i>	<i>O. balsameus</i>	<i>P. fragilis</i>	<i>Aur. pileata</i>
<i>O. obdusens</i>	<i>O. corticola</i>	<i>O. borealisi</i>	<i>P. mollissimus</i>	<i>T. alborubescens</i>	
	<i>R. crocatus</i>	<i>Ph. vitreus</i>	<i>O. philadelphi</i>		
	<i>T. biforme</i>	<i>T. abietinum</i>	<i>S. robustus</i>		
<i>S. adustum</i>	<i>S. murashkinskyi</i>	<i>S. ochraceum</i>	<i>S. lilacina</i>	<i>C. castaneus</i>	
	<i>S. narymicum</i>	<i>J. pseudozilling</i>	<i>M. tremellosus</i>	<i>P. nivea</i>	<i>C. reticulata</i>
		<i>C. castaneus</i>	<i>Ph. rufa</i>	<i>Ph. radiata</i>	<i>C. albostramin</i>
			<i>C. reticulata</i>	<i>C. purpurea</i>	<i>C. serpens</i>
				<i>C. excelsa</i>	
			<i>C. gilvescens</i>	<i>G. pannocincta</i>	<i>C. serpens</i>
		<i>L. wynnei</i>	<i>S. subincarnata</i>	<i>M. taxicola</i>	<i>C. resinascens</i>
	<i>A. hoehnelii</i>	<i>S. nivea</i>	<i>S. amorpha</i>	<i>S. carneogrisea</i>	<i>C. gilvescens</i>
<i>A. onychoides</i>	<i>J. semisupinifor</i>	<i>G. dichrous</i>	<i>P. sajanensis</i>	<i>S. ochroalba</i>	
Циклический излом диагонали слоя	<i>A. semisupina</i>	<i>A. incrustans</i>	<i>A. americana</i>		
	<i>A. semisupina</i>	<i>A. citrinella</i>	<i>A. romellii</i>		
<i>A. onychoides</i>	<i>A. faginea</i>	<i>S. paradoxa</i>	<i>A. caryae</i>	<i>I. oreophilus</i>	
	<i>A. romellii</i>	<i>S. radula</i>	<i>I. lacteus</i>	<i>C. aneirina</i>	—
		<i>S. flavipora</i>	<i>I. pendulus</i>	—	—
			—	—	—

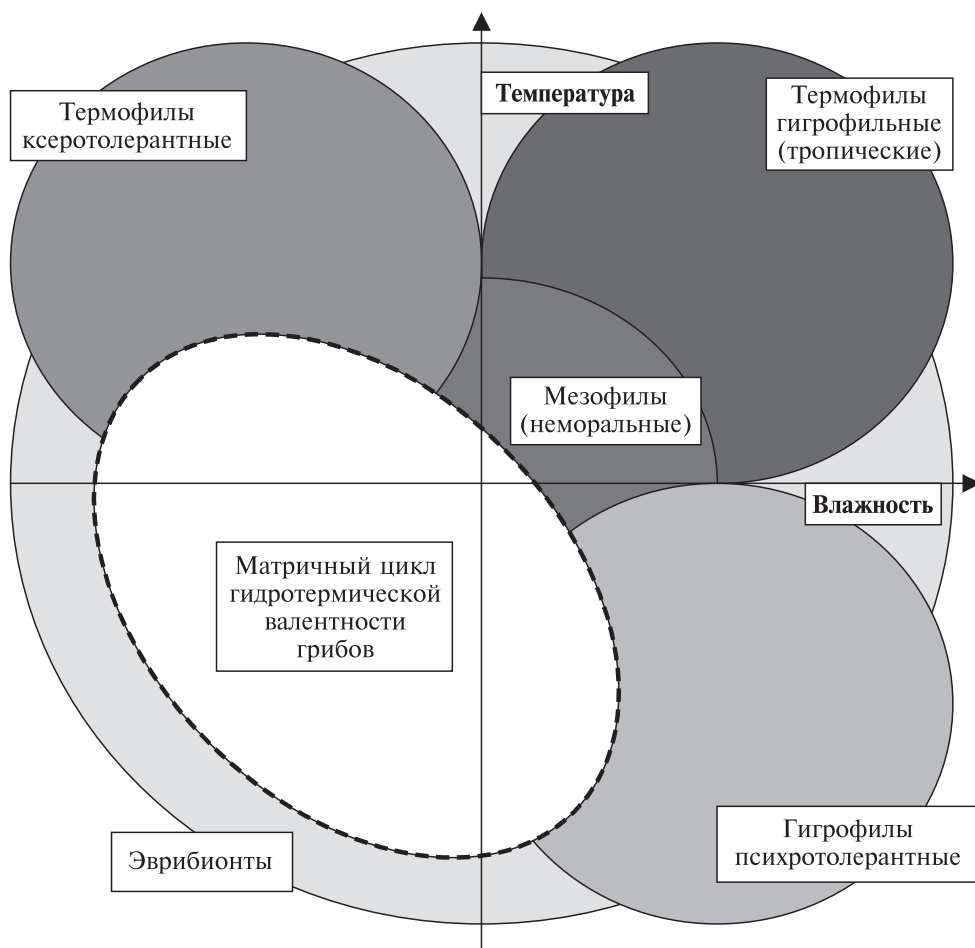


Рис. 15. Схема образования цикла гидротермической валентности грибов при поперечном сворачивании матричного слоя.

seva. Подобная дихотомия показана и в слое ВП: она прослеживается от вполне афиллофороидных представителей родов *Trichaptum* и *Daedaleopsis* с пластинчатым гименофором к плевротоидным *Plichaturopsis crispa*, *Schizopyllum commune* и видам р. *Panellus* s. l. (*P. stypticus* и др.) сем. Schyzophyllaceae. Это «плевротоидное» ответвление слоя развивается параллельно основному в рассматриваемом филуме, представленному вторичными в сукцессиях афиллофороидными грибами с гидноидным гименофором (*Climacodon*, *Creolophus*, *Pycnoporellus* и др.).

«Плевротоидное» и «болетоидное» ответвления могут рассматриваться как примеры переходов из одного филума в другой в рамках одной комплексной плоскости. Очевидно, что подобные нелинейные взаимопереходы и взаимопроникновения слоев имеют место и внутри основной части рассматриваемого филума. Выше уже указывались переходы от первичных к вторичным грибам в пределах одного слоя. Такой переход прослеживается и от *Trichaptum* к *Stecc-*

herinum в слое ВП (см. табл. 14). Представители р. *Trichaptum* с разнообразной формой гименофора отмечаются в широком диапазоне стадий разложения древесины на коре и иногда на мертвых базидиомах трутовиков. Грибы р. *Steccherinum* с шиповатым гименофором имеют на березе более четкую связь с поздними стадиями разложения древесины.

Некоторые виды (например, *Gloeoporus dichrous*) выполняют роль стяжек между слоями, будучи отнесены сразу к двум слоям (в ячейках с одинаковыми циклическими координатами), что вполне естественно для комплексной плоскости. Таким образом, отнесение вида к тому или иному слою в упрощенном линейном представлении матрицы не абсолютно, но для выстраивания основных закономерностей вполне оправдано. В гл. 7 будут показаны закономерности более точного соотнесения видов между слоями.

В ряде случаев в матрицу включены пограничные в рамках рассматриваемого филума афиллофороидных макромицетов формы, переходящие в филум распростертых однолетников (р. *Antrodia*, *Antrodiella*, *Ceriporia* и др.). Они являются естественными связующими элементами матрицы на данном уровне обобщения ксиломикобиоты и обозначают возможный переход к более высокому уровню обобщения.

Целостный подход к рассмотрению ксиломикобиоты в данной редакции матрицы позволил уточнить положение некоторых видов грибов, прежде всего из числа редких в данной консорции. Оно становилось очевидным подобно тому, как по мере заполнения кроссворда становится очевидным выбор единственно возможного слова из нескольких подходящих по числу букв вариантов. Заметной перестановкой стало, например, перенесение обычного для березы вида *Bjerkandera adusta* (BC 15 : 14) в слой вторичных стволовых грибов. Это оставляет за ним статус раневого ксеротолерантного вида, но лучше отражает его специфику как стволового вида (обитание как на ветвях, так и на крупных порубочных пнях, не характерное для типично веточных грибов). Отнесение его к вторичным грибам не является однозначным, поскольку *B. adusta* заселяет древесину в числе первых и активно ее разрушает [Boddy, 1983; Ставищенко, 2000б], но оно вполне объяснимо сохранением вида до самых поздних стадий разрушения древесины, что совершенно нехарактерно для *Lenzites betulina* — его аналога в слое первичных грибов. Следует заметить, что классической, с последовательной сменой видов, сукцессии раневых афиллофороидных грибов на березе обычно не наблюдается. Аналогичным образом, с сохранением циклических координат, уточнено матричное положение пластинчатых грибов р. *Daedaleopsis*; при проецировании матрицы данная в ее прежних редакциях конфигурация их экологических связей остается почти неизменной.

Хотя в каждом из слоев матрицы присутствуют виды из разных систематических и экоморфологических групп, в целом можно отметить, что основную часть слоя первичных стволовых грибов составляют траметоидные виды, а в экоморфологическом плане — виды с траметоидной формой базидиомы. Такие виды есть также и в составе слоя первичных периферийных грибов, основу которого составляют виды со стереоидной формой базидиомы (переходящей в телефороидную у вторичных грибов). В слое вторичных стволовых грибов представлены в основном виды с тиромицетоидной формой базидиомы,

Четырехслойная проекция экологической

№	Первичный вид (стволовой / периферийный)					
	Распадающийся лес	Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес	(Редколесья)
	5	4	3	2	1	(2)
(4)		<i>A. malicola</i>				
5	<i>A. albida</i> <i>T. versicolor</i>	<i>A. heteromorpha</i> <i>G. abietinum</i> <i>L. betulina</i> <i>T. gibbosa</i>	<i>A. variiformis</i> <i>C. gallica</i> <i>G. trabeum</i> <i>T. tephroleuca</i>			
4	<i>A. mellita</i> <i>D. squalens</i> <i>G. sepiarium</i> <i>T. velutina</i>	<i>A. serialis</i> <i>C. unicolor</i> <i>G. protractum</i> <i>T. ochracea</i>	<i>A. sinuosa</i> <i>C. trogii</i> <i>G. odoratum</i>	<i>A. ramentacea</i> <i>D. dickinsii</i> <i>F. contigua</i> <i>P. gilva</i>		
3		<i>A. primavea</i> <i>D. flavescens</i> <i>P. chrysoloma</i> <i>P. cinnabarinus</i>	<i>A. xantha</i> <i>T. cervina</i> <i>P. niemalaei</i> <i>T. hirsuta</i>	<i>A. albobrunnea</i> <i>F. viticola</i> <i>P. pini</i> <i>T. ljubarskyi</i>	<i>A. radiculosa</i> <i>D. quercina</i> <i>F. ferrea</i> <i>Ph. everchartii</i>	
2			<i>A. sitchensis</i> <i>D. crustulinus</i> <i>P. conchata</i> <i>T. suaveolens</i>	<i>A. crassa</i> <i>D. confragosa</i> <i>I. obliquus</i> <i>P. nigricans</i>	<i>F. punctata</i> <i>H. salmonicolor</i> <i>I. rheades</i> <i>L. officinalis</i> <i>P. populicola</i>	<i>F. robusta</i> <i>F. ferruginosa</i> <i>P. tuberculosa</i> <i>P. demidoffii</i>
1				<i>D. lindbladii</i> <i>H. suaveolens</i> <i>P. igniarius</i> <i>P. lundellii</i>	<i>F. fomentarius</i> <i>P. laevigatus</i>	
1				<i>I. radiatus</i> <i>T. abietinum</i> <i>T. laricinum</i>	<i>P. betulinus</i> <i>T. biforme</i>	
2			<i>D. scutellata</i> <i>T. kmetii</i>	<i>H. rutilans</i> <i>H. tabacina</i> <i>T. fuscoviola-ceum</i>	<i>D. septentrio-nalis</i> <i>I. resinsum</i>	<i>H. nitida</i> <i>I. glomeratus</i> <i>T. subcharta-ceum</i>
3		<i>A. ampla</i> <i>A. chailletii</i>	<i>D. stereoides</i> <i>I. lacteus</i> <i>P. fulgens</i>	<i>D. mollis</i> <i>D. tricolor</i> <i>Ph. ribis</i>	<i>H. rubiginosa</i> <i>I. nodulosus</i> <i>P. conchifer</i>	
4	<i>C. salicina</i> <i>S. rugosum</i>	<i>C. purpureum</i> <i>S. hirsutum</i>	<i>B. corium</i> <i>I. pendulus</i> <i>P. crispa</i>	<i>C. castaneus</i> <i>H. tabacinoides</i> <i>I. oreophilus</i>		
5	<i>C. evolvens</i>	<i>P. strigoso-zonata</i> <i>S. sanguinolentum</i>	<i>A. areolatum</i> <i>S. gausapatum</i>			
(4)		<i>X. subpileatus</i>				

матрицы *Betula*-ксиломикокомплекса

Вторичный вид (стволовой / периферийный)					
(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес
(2)	1	2	3	4	5
				<i>P. epileucina</i>	
			<i>A. fractipes</i> <i>B. fumosa</i> <i>P. spraguei</i> <i>P. tenuis</i>	<i>B. adusta</i> <i>P. alni</i> <i>P. guttulata</i>	<i>P. subcaesia</i>
		<i>A. biennis</i> <i>H. croceus</i> <i>P. medullapanis</i> <i>T. fissilis</i>	<i>C. pulcherrimus</i> <i>O. obducta</i> <i>P. lactea</i>	<i>O. floriforminis</i> <i>P. leucomallell</i> <i>P. tephroleuca</i> <i>T. pubescens</i>	<i>P. fragilis</i> <i>T. fumidiceps</i>
	<i>I. dryadeus</i> <i>I. scaurum</i> <i>O. populinus</i> <i>S. spumeus</i>	<i>C. septentrionalis</i> <i>H. annosum</i> <i>O. stipticus</i> <i>P. schweinitzii</i>	<i>C. borealis</i> <i>O. balsameus</i> <i>P. subacida</i> <i>T. chioneus</i>	<i>O. ptychogaster</i> <i>P. caesia</i> <i>P. undosa</i> <i>T. galactinus</i>	
<i>F. hepatica</i> <i>H. erinaceum</i> <i>O. obducens</i> <i>P. undatus</i> <i>S. delectans</i>	<i>C. cirrhatus</i> <i>G. lipsiense</i> <i>L. sulphureus</i> <i>O. corticola</i> <i>S. lenis</i>	<i>F. cajanderi</i> <i>I. benzoinum</i> <i>O. sericeomollis</i> <i>O. leporina</i> <i>O. borealis</i>	<i>L. mollis</i> <i>O. tomentosa</i> <i>P. mollissimus</i> <i>P. pouzarii</i>		
	<i>F. pinicola</i> <i>G. carnosum</i> <i>R. crocatus</i>	<i>F. rosea</i> <i>G. valesiacum</i> <i>I. subiculosa</i> <i>P. vitreus</i>			
	<i>A. semisupina</i> <i>Th. terrestris</i>	<i>A. citrinella</i> <i>A. incrustans</i> <i>C. ambigua</i>			
<i>A. onychoides</i> <i>L. mirabilis</i> <i>S. adustum</i>	<i>A. faginea</i> <i>G. strigosus</i> <i>S. murashkinskyi</i>	<i>B. radiatum</i> <i>G. dichrous</i> <i>S. ochraceum</i>	<i>L. sulcata</i> <i>P. sajanensis</i> <i>S. lilacina</i>		
	<i>A. foliaceodentata</i> <i>A. hoehnelii</i> <i>L. cinerascens</i> <i>S. robustius</i>	<i>J. psdozillingiana</i> <i>L. bicolor</i> <i>S. nivea</i> <i>S. radula</i>	<i>C. murrayi</i> <i>M. tremellosus</i> <i>S. amorpha</i>	<i>L. cinerascens</i> <i>P. nivea</i> <i>S. carneogrisea</i>	
		<i>H. flavipora</i> <i>S. ostrea</i>	<i>Ph. rufa</i> <i>S. subincarnata</i> <i>S. subtomentosum</i>	<i>M. taxicola</i> <i>Ph. radiata</i>	<i>C. resinascens</i> <i>C. albostramineus</i>
			<i>A. americana</i> <i>P. spadiceum</i>	<i>G. pannocincta</i>	<i>C. serpens</i>
				<i>T. wynnei</i>	

Базовая проекция матрицы

№	Редколесья	Сомкнутый лес	Редколесья
	(2)	1	2
(2)			<i>A. onychoides...</i>
1		<i>A. semisupina</i> ; <i>F. fomentarius</i> ; <i>F. pinicola</i> ; <i>G. carnosum</i> ; <i>Ph. laevigatus</i> ; <i>P. betulinus</i> ; <i>R. crocatus</i> ; <i>Th. terrestris</i> ; <i>T. biforme</i>	<i>A. lapponica</i> ; <i>A. sitchensis</i> ; <i>A. citrinella</i> ; <i>C. abietina</i> ; <i>C. ambigua</i> ; (<i>D. confragosa</i>); <i>D. lindbladii</i> ; <i>F. rosea</i> ; <i>G. valensiacum</i> ; <i>H. suaveolens</i> ; <i>O. triquetra</i> ; <i>Ph. ignarius</i> ; <i>Ph. lundellii</i> ; <i>P. vitreus</i> ; <i>R. undatus</i> ; <i>T. abietinum</i> ; <i>T. laricinum</i>
2	<i>A. onychoides</i> ; <i>F. hepatica</i> ; <i>F. robusta</i> ; <i>F. ferruginosa</i> ; <i>G. resinaceum</i> ; <i>Hex. nitida</i> ; <i>I. nodulosus</i> ; <i>L. mirabilis</i> ; <i>O. obducens</i> ; <i>Ph. vaninii</i> ; <i>P. demidoffii</i> ; <i>S. delectans</i> ; <i>S. adustum</i> ; <i>T. subchartaceum</i>	<i>A. sordida</i> ; <i>A. faginea</i> ; <i>B. radiatum</i> ; <i>C. cirrchatus</i> ; <i>D. septentrionalis</i> ; <i>F. punctata</i> ; <i>G. lipsiense</i> ; <i>G. lucidum</i> ; <i>G. strigosus</i> ; <i>I. rheades</i> ; <i>I. resinosum</i> ; <i>J. semisupiniforme</i> ; <i>L. sulphureus</i> ; <i>L. officinalis</i> ; <i>O. corticola</i> ; <i>O. ravidus</i> ; <i>P. populicola</i> ; <i>S. lenis</i> ; <i>S. muraskinskyi</i>	<i>A. crassa</i> ; <i>D. confragosa</i> ; <i>I. benzoinum</i> ; <i>F. cajanderi</i> ; <i>G. dichrous</i> ; <i>H. rutilans</i> ; <i>H. parviporum</i> ; <i>H. tabacina</i> ; <i>I. obliquus</i> ; <i>I. radiatus</i> ; <i>O. sericeomollis</i> ; <i>O. leporina</i> ; <i>O. borealis</i> ; <i>Ph. ferrugineofus-</i> <i>cum</i> ; <i>Ph. nigricans</i> ; <i>S. paradoxa</i> ; <i>S. ochraceum</i> ; <i>T. fuscoviolaceum</i>
3		<i>A. foliaceodentata</i> ; <i>A. hoehnelii</i> ; <i>D. quercina</i> ; <i>F. ferrea</i> ; <i>H. croceus</i> ; <i>H. rubiginosa</i> ; <i>I. dryadeus</i> ; <i>I. glomeratus</i> ; <i>I. hastifer</i> ; <i>I. scaurum</i> ; <i>L. cinerascens</i> ; <i>O. populinus</i> ; <i>O. latemarginatus</i> ; <i>P. fraxinea</i> ; <i>Ph. everchartii</i> ; <i>P. conchifer</i> ; <i>S. spumeus</i>	<i>A. albobrunnea</i> ; <i>A. macra</i> ; <i>C. septentrionalis</i> ; <i>D. tricolor</i> ; <i>D. mollis</i> ; <i>F. viticola</i> ; <i>H. annosum</i> ; <i>J. pseudozillingia-</i> <i>na</i> ; <i>L. bicolor</i> ; <i>O. stipticus</i> ; <i>P. schweinitzii</i> ; <i>P. sulphuras-</i> <i>cens</i> ; <i>Porodaedalea pini</i> ; <i>S. nivea</i> ; <i>T. ljubarskyi</i>
4			<i>A. biennis</i> ; <i>A. ramentacea</i> ; <i>C. reticulata</i> ; <i>C. gilvescens</i> ; <i>D. dickinsii</i> ; <i>F. contigua</i> ; <i>H. croceus</i> ; <i>H. tabacinoides</i> ; <i>H. corrugata</i> ; <i>I. oreophilus</i> ; <i>L. wynnei</i> ; <i>P. maackiae</i> ; <i>P. medullapanis</i> ; <i>P. gilva</i> ; <i>S. pachiodon</i> ; <i>S. ostrea</i> ; <i>T. villosa</i> ; <i>T. fissilis</i>
5			
(4)			

Betula-комплекса

Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	Распадающиеся редколесья
3	4	5	(4)
<i>A. foliaceodentata</i> ; <i>A. hoehnelii</i> ; <i>D. quercina</i> ; <i>F. ferrea</i> ; <i>H. rubiginosa</i> ; <i>I. dryadeus</i> ; <i>I. nodulosus</i> ; <i>I. scaurum</i> ; <i>L. cinerascens</i> ; <i>O. populinus</i> ; <i>O. latemarginatus</i> ; <i>P. fraxinea</i> ; <i>Ph. everchartii</i> ; <i>P. conchifer</i> ; <i>S. spumeus</i>			
<i>A. pulvinascens</i> ; <i>D. scutellata</i> ; <i>D. crustulinus</i> ; <i>H. taxi</i> ; <i>I. subiculosa</i> ; <i>L. sulcata</i> ; <i>L. mollis</i> ; <i>O. rennyi</i> ; <i>O. tomentosa</i> ; <i>P. mollissimus</i> ; <i>P. nigrolimitatus</i> ; <i>Ph. sanguinolentus</i> ; <i>Ph. ribis</i> ; <i>P. sajanensis</i> ; <i>P. conchata</i> ; <i>P. alboluteus</i> ; <i>S. lilacina</i> ; <i>T. suaveolens</i>	<i>A. biennis</i> ; <i>A. ramentacea</i> ; <i>C. reticulata</i> ; <i>C. gilvescens</i> ; <i>D. dickinsii</i> ; <i>F. contigua</i> ; <i>H. croceus</i> ; <i>H. tabacinoioides</i> ; <i>H. corrugata</i> ; <i>I. oreophilus</i> ; <i>L. wynnei</i> ; <i>P. mackia</i> ; <i>P. medullapanis</i> ; <i>P. gilva</i> ; <i>P. ampelina</i> ; <i>S. pachiodon</i> ; <i>S. ostrea</i> ; <i>T. fissilis</i>		
<i>A. xantha</i> ; <i>C. borealis</i> ; <i>C. murrayi</i> ; <i>D. stereoides</i> ; <i>I. lacteus</i> ; <i>M. tremellosus</i> ; <i>O. balsameus</i> ; <i>Peniophora pini</i> ; <i>P. subacida</i> ; <i>P. nieme-laei</i> ; <i>P. hibernica</i> ; <i>P. fulgens</i> ; <i>S. aurea</i> ; <i>S. amorphia</i> ; <i>S. borealis</i> ; <i>T. cervina</i> ; <i>T. hirsuta</i> ; <i>T. chioneus</i>	<i>A. hailandii</i> ; <i>A. ampla</i> ; <i>D. flavescens</i> ; <i>G. odoratum</i> ; <i>O. ptychogaster</i> ; <i>P. nivea</i> ; <i>P. chrysoloma</i> ; <i>P. fragilis</i> ; <i>P. undosa</i> ; <i>P. cinnabarinus</i> ; <i>S. carneogrisea</i> ; <i>S. sellae</i> ; <i>S. himantioides</i> ; <i>T. galatinus</i> ; <i>T. kmetii</i>	<i>A. areolatum</i> ; <i>A. variiformis</i> ; <i>B. fumosa</i> ; <i>C. gallica</i> ; <i>G. trabeum</i> ; <i>L. acuta</i> ; <i>L. fractipes</i> ; <i>P. spraguei</i> ; <i>P. spadiceum</i> ; <i>P. sanguineus</i> ; <i>S. gausapatum</i> ; <i>T. villosa</i>	
<i>A. sinuosa</i> ; <i>B. corium</i> ; <i>C. pulcherrimus</i> ; <i>C. trogii</i> ; <i>G. odoratum</i> ; <i>I. pendulus</i> ; <i>O. obducta</i> ; <i>P. rufa</i> ; <i>P. narymica</i> ; <i>P. crispa</i> ; <i>P. lactea</i> ; <i>P. lateritia</i> ; <i>S. lacrimans</i> ; <i>S. subincarnata</i> ; <i>S. subtomentosum</i> ; <i>T. tephroleuca</i>	<i>A. serialis</i> ; <i>C. unicolor</i> ; <i>C. pupureum</i> ; <i>M. taxicola</i> ; <i>G. protractum</i> ; <i>O. floriformis</i> ; (<i>P. stypticus</i>); <i>P. rufa</i> ; <i>P. radiata</i> ; <i>P. leucomallella</i> ; <i>P. tephroleuca</i> ; <i>S. hirsutum</i> ; <i>T. ochracea</i> ; <i>T. pubescens</i>	<i>A. mellita</i> ; <i>C. albostramineus</i> ; <i>C. resinascens</i> ; <i>C. salicina</i> ; <i>D. squalens</i> ; <i>G. sepiarium</i> ; <i>P. caesia</i> ; <i>P. persicina</i> ; <i>S. rugosum</i> ; <i>T. velutina</i> ; <i>T. fumidiceps</i>	<i>A. malicola</i> ; <i>L. warnierii</i> ; <i>P. epileucina</i> ; <i>X. subpileatus</i>
<i>A. areolatum</i> ; <i>A. variiformis</i> ; <i>B. fumosa</i> ; <i>C. gallica</i> ; <i>G. trabeum</i> ; <i>L. fractipes</i> ; <i>P. spadiceum</i> ; <i>P. sanguineus</i> ; <i>S. gausapatum</i>	<i>B. adusta</i> ; <i>G. pannocincta</i> ; <i>G. abietinum</i> ; <i>C. purpurea</i> ; <i>L. betulina</i> ; <i>P. alni</i> ; <i>P. strigosozonata</i> ; <i>S. commune</i> ; <i>S. sanguinolentum</i> ; <i>T. gibbosa</i>	<i>A. albida</i> ; <i>C. serpens</i> ; <i>C. evolvens</i> ; <i>P. subcaesia</i> ; <i>T. versicolor</i>	
	<i>Antrodia malicola...</i>		

а для слоя вторичных веточных грибов характерны виды с мерулоидно-тиромичесетоидной формой базидиомы.

Возвращаясь к пятичленному транскортикально-раневому циклу грибов, следует сказать, что его введение позволило более основательно проработать предложенное нами ранее продольное «замыкание» диагонали матричных слов [Арефьев, 2002ж, 2003г], позволявшее сблизить реально близкие по ряду параметров виды грибов. Теперь такое «замыкание» логично представить в виде проекции барьерно-субстратного цикла на одну плоскость: синусоида диагональных ячеек как бы складывается в виде «гармошки» и дистанцированные при плоскостном изображении матрицы ячейки (виды) накладываются друг на друга. Наглядно представить такое циклическое сворачивание, подобное сворачиванию молекулы ДНК, можно из табл. 15, где полуциклы выделены не только нумерацией, но и графически.

Собственно, сочетание пятичленного барьерно-субстратного полуцикла с четырехчленным гидротермическим циклом и является тем базовым фрактальным блоком, образующим элементом фрактала [Федер, 1991], на воспроизведении которого в разных экоморфах грибов строится теоретически бесконечная матрица, отражающая всю полноту ксиломикокомплекса. Это решение позволяет соединить в матрице географическую дифференциацию *Betula*-комплекса как по широте, так и по долготе [Попов, 1963; Змитрович и др., 2003, 2005]: на гидротермический цикл, соответствующий широтно-зональной дифференциации ксиломикокомплекса, накладываются витки барьерно-субстратного цикла, включающие различные долготно-региональные его компоненты.

Результат сворачивания каждого слоя до базового блока представлен в табл. 16. При этом целесообразно было расчлнить некоторые исходные слои матрицы так, чтобы все первичные виды оказались в двух соответствующих им проекциях (стволовых и периферийных грибов), а вторичные — в двух комплементарных им проекциях. Такая структура после некоторой модификации составляет основу для матричной микоиндикации состояния леса [Арефьев, 1999а, 2000д, е, 2001д, 2002в, 2003в, 2005а]. Проецирование всех свернутых слов матрицы на одну плоскость (табл. 17), означающее размещение всех ординированных видов в элементарной матричной структуре из 18 ячеек, образованных сочетанием четырехчленного гидротермического и пятичленного барьерно-субстратного циклов, позволяет увидеть некоторые филогенетические закономерности ксиломикобиоты [Арефьев, 2003г].

Таким образом, приведенные материалы характеризуют фрактально-матричный метод как адекватный поставленной задаче описания закономерностей организации ксиломикобиоты. В силу почти беспрепятственного распространения пропагул (спор) грибов и относительной однотипности субстратов организация даже таких крупных блоков ксиломикобиоты, как *Betula*-комплекс, сравнительно проста и подчиняется единым, вполне объяснимым с современных позиций количественным закономерностям, исключений из которых пока не найдено. Предлагаемая модель организации *Betula*-ксиломикокомплекса является открытой как для включения в нее возможных дополнений на данном уровне обобщений, так и для перехода на новый уровень. Модель перспективна для разных аспектов анализа микобиоты и индикации состояния лесных экосистем.

Глава 6

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МОДЕЛИ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

6.1. ДИАЛЕКТИКА АСПЕКТОВ

Филогения и экология нередко представляются несовместимыми сферами. Судя по недавним публикациям, такого мнения придерживается и ряд микологов, обращавшихся к этому вопросу [Леонтьев, Акулов, 2002, 2004]. Не будет преувеличением сказать, что вся история морфологической систематики грибов — это постепенное избавление от экологической составляющей — экоморфы, заметно довлевшей в первых морфологических системах, и ее замена эволюционно консервативными признаками (или признаками, кажущимися таковыми), по сути, реликтами, гомологами или атавизмами экоморф того или иного этапа эволюции. Позднее Э.Х. Пармасто [1965] даже предлагал считать искусственные надвидовые таксоны грибов, выделенные в свое время Э.М. Фризом, таксонами экоморфологической иерархии, сохраняя за ними латинские названия. По мере становления филогенетической систематики прежний подход отвергался как искусственный, а получившее развитие учение о жизненных формах грибов [Пармасто, 1965; Бондарцева, 1972, 1974; и др.] рассматривалось как отдельное экологическое направление микологии, или как «чистилище» признаков, используемых в систематике.

Конечно, полного отказа от экологических признаков в систематических построениях не было, однако в ряду прочих они имели необязательное значение. Вместе с тем Ю.Г. Алеев [1986], обобщивший и развивший в своей монографии взгляды на экоморфологию, подчеркивает ее эволюционный аспект, пронизывающий и всю современную систематику. Он рассматривает экоморфу как систему эколого-морфологических адаптаций, определяющих конструкцию тела организма в соответствии с особенностями эволюции в условиях биотопа. И хотя понятие экоморфы, или, в более широком плане, биоморфы [Нухимовский, 1997], принято относить к уровню индивидуума и даже стадии его развития, логично рассмотреть этот феномен и на уровне таксонов. При этом надо говорить, скорее, об экоморфотипе таксона — о наиболее характерной экоморфе или диапазоне экоморф.

Очевидно, что на современном этапе развития экологии и филогении грибов в силу действия диалектического закона «отрицания отрицания» уместен систематический анализ микобиоты на стыке разных подходов, проявляющий себя не в забвении, а в переосмыслении классических направлений и их результатов. В этом плане М.А. Бондарцева, отвечая на некоторое увлечение молекулярными методами в последние годы, справедливо пишет: «В систематике снова стала актуальной проблема значения физиономических признаков... Оценка особенностей строения грибов с позиций адаптационных функций помогает найти ответ на вопрос о родственном или конвергентном характере сходства» [2002, с. 30].

Новым шагом к осмыслению единства экологии и филогении грибов на уровне экоморфы стали работы И.В. Змитровича [Змитрович, Спирин, 2005; Змитрович и др., 2005; Змитрович, 2006, 2008]. В них развивается выдвинутая еще в 1930-х годах С.А. Северцовым [1937] мысль о принципиальном совпадении системы жизненных форм с генетической классификацией организмов, нашедшая отражение и в дальнейших эволюционно-морфологических исследованиях [Голубев, 1981; Шарова, 1981]. Методологическим посылом исследований И.В. Змитровича видится тезис В.Н. Голубева о том, что по мере учета как можно большего количества признаков экоморф (т.е. с учетом всех адаптивных аспектов таксона) экоморфологическая система неизбежно приближается к генетической. Это перекликается и с нашими взглядами [Арефьев, 2003а], согласно которым действительный таксономический статус организмов может быть установлен посредством координации как можно большего числа организмов в системе (таксономическом гиперпространстве), как можно большего числа признаков. Здесь имеются в виду все признаки — морфологические, экологические, физиологические, биохимические и прочие, которые не сводятся к эколого-морфологической дуальности. При этом ответ на вопрос об экологической адаптивности всех признаков представляется не столь уж простым. Такой подход нами принимается как квинтэссенция таксономии, ее теоретический идеал и умозерцательная модель, но при его непосредственном переносе на практику существует очевидная опасность «утонуть в море конкретных фактов». Поэтому реализация таксономических и эколого-таксономических построений сопряжена с поиском обоснованных путей абстрагирования от той или иной части признаков, точнее с рассмотрением их в качестве логических блоков.

Как нам представляется, И.В. Змитровичем в ходе обзора большого объема разнопланового фактического и теоретического материала выстроена теоретическая схема экоморфы, чрезвычайно полезная для ее понимания. При всей приверженности «структуральной» парадигме в противовес парадигме «экоцентрической» ее автор избежал бесплодных противопоставлений. Так, явно происходящее из систематики определение экоморфы как адаптивного аспекта филогенетического таксона не сопровождается отвержением обратного утверждения (относимого им к другому логическому полю), что показывает стремление автора к синтезу и оставляет позади «непримиримый спор адептов корпускулярной и волновой теорий света».

И.В. Змитрович полагает, что до настоящего времени в понятии экоморфы объединяется по крайней мере три типа принципиально различных конвергентных морфологических образований. Среди них он выделяет планиморфы — односторонние (с точки зрения систематики) конвергентные образования, развивающиеся у организмов с различным планом строения на основе самых общих пространственных закономерностей морфогенеза; тектоморфы — сформировавшиеся в ходе арогенной (таксонообразовательной) конвергенции планы строения организмов, являющиеся морфологическим аспектом таксона; стилморфы — продукт поверхностной конвергенции форм, реализованной в рамках единого плана строения. Подчеркивается, что главным субъектом экоморфогенеза являются стилморфы. Очевидно, что тектоморфа призвана

адаптировать экоморфу к систематике; при этом отмечается, что в иного рода исследованиях обращение к ней как к промежуточному звену необязательно. Именно план строения признается характеристикой, с одной стороны, интегрирующей многоаспектные адаптации организма, а с другой — вносящей определенные ограничения в формообразование и исключающей возможность существования абстрактных экоморф как «стереометрических фигур». В подтверждение приводятся справедливые слова Ю.В. Мамкаева [2003] о том, что «организмы созданы не из пластилина, “среда” не может лепить из них все что угодно». Вместе с тем четкое определение «плана строения» отсутствует, если же такую попытку предпринять, то может выясниться, что это понятие тоже относительно, во многом субъективно и зависит от уровня обобщения. Так, исходя из диалектического единства, можно определить единый план строения всего мироздания, биоты, грибов или представителей их отдельных таксонов в частности.

В итоге аналоговый аспект развития жизни становится теневой стороной данного исследования. Эволюционно обусловленные различия отпечатков, накладываемых однотипными внешними условиями на разные филогенетические линии или разные витки одной линии, оказываются первостепенными во всех отношениях, а сходство этих отпечатков — второстепенным, хотя и существенным в пределах стиломорфы. Следует сказать, что и эти рамки достаточно широки. Так, И.В. Змитровичем в них описан принципиально важный, на наш взгляд, феномен «веера экоморф» — образования при арогенных расщеплениях таксонов сходных серий экоморф, соответствующих сходным сериям экологических ниш. Таким образом, уравнивание характеристик организмов на внешнем и внутреннем, на макро- и микроскопическом уровнях, с одной стороны, вполне обосновано; с другой стороны, не стоит упускать, например, того, что при многократном масштабировании количество переходит в качество; в этом плане структура на разных уровнях приобретает разное качественное содержание, соответственно разным становится и ее истолкование. При этом под структурой принято понимать прежде всего внутреннее устройство, состав чего-либо, а под формой — наружное очертание, внешний вид, способ существования содержимого, не отделимые от него и служащие его выражением [Словарь..., 1985; Толковый словарь..., 1999]. Отсюда несколько тавтологичный термин «эпиморфология» возвращает к изначальному смыслу формы.

Продолжая такой «эпиморфологический» подход, в принципе не отрицаемый и И.В. Змитровичем, экоморфу в ее традиционном понимании можно рассматривать в стереометрическом масштабе целостного организма как пластичную, обращенную вовне, в среду, непосредственно отражающую эту среду, соответствующую ее энергетике, и в этом плане аналоговую по своей природе сторону эволюции организмов. Микроструктура организмов, в таком случае — формируемый пластический материал, вещественная, внутренняя, сама от себя преобладающая гомологическая сторона эволюции. Разумеется, как это уже цитировалось по Ю.В. Мамкаеву [2003], характер «материала» влияет на его пластические возможности. В частности, у грибов таким интегральным проявлением различных особенностей микроструктуры на внешнем уровне является

консистенция базидиомы, определяющая физические свойства ее формы. В этом плане консистенция, познаваемая с внешней стороны, может рассматриваться в качестве ее атрибута, т.е. в данном случае опять-таки есть основание абстрагироваться от внутренней стороны и структуры как таковой и не только для того, чтобы «не увязнуть в материале».

На сложность разграничения формы и содержания, структуры и функции при анализе биологических объектов справедливо указывает Г.А. Югай [1985], рассматривающий общую теорию жизни с диалектических позиций. Полагаем, что «структуру», несомненно обладающую свойствами формы, но относящуюся к внутренней стороне объекта, можно было бы определить как систему вложенных форм. Эти формы второго порядка по отношению к форме первого порядка диалектически переходят в другое качество, становятся содержанием.

Сложная диалектика вещества и энергии, внутреннего и внешнего, в поле динамического равнодействия которых развивается экоморфа, представляется рациональным зерном, выносимым из этого обсуждения. Развивая этот аллегорический образ, можно сказать, что из названного зерна логически вырастает филогенетический дендрит — дерево по форме и древесина по вещественному исполнению, нераздельные, но и неслиянные в триединстве со средой. Если уж в данной работе речь идет о грибах, показательна и аллегория с мицелием дереворазрушающего гриба, по мере своей экспансии осваивающего различные клеточные элементы древесины. Проникая в доступные внешние структуры различного типа (определенным образом упорядоченные серии ячеек экологического гиперпространства), гомологический материал такого «мицелия», сохраняя свою связность, принимает их форму (экоморфу), по которой можно судить о занимаемой ячейке и классифицировать их. Конечно, любая аллегория ограничена, но она является той наглядной абстракцией, от которой в соответствии с диалектическим методом познания Гегеля совершается последующее восхождение к конкретному [Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., 2004].

Сразу заметим, что обращение к экоморфологии не ставит задачу создания экоморфологической классификации грибов, как и задачу обсуждения известных классификаций или «экоморфем», имеющих в себе ряд спорных моментов [Хохряков, Тихомиров, 1988; Змитрович, 2008]. Более очевидным является существование экоморфологического континуума, который и был положен в основу построения фрактально-матричной модели *Betula*-ксиломикокомплекса, наиболее полный вариант которой дан в наших недавних публикациях [Арефьев, 2004а, 2006, 2007]. Но даже в ее относительно раннем варианте [Арефьев, 2003б] модель показала возможность проследить разноплановые закономерности организации микобиоты не путем прямого сопоставления филемы и экоморфемы, а путем отслеживания филемы в экоморфологическом континууме. Это также создало условия для объективной экологической характеристики не только отдельных видов афиллофороидных макромицетов, но и их таксономических группировок разного уровня, которые в матрице весьма репрезентативны (около 300 видов, 15 порядков).

Такая возможность отчасти заложена уже в одном из принципов построения матрицы, подразумевающим учет таксономической близости видов при их ординации. Однако этот принцип рассматривался в качестве вспомогательного и

применялся только в единстве с другими, первоочередными критериями, основанными на экологическом и морфологическом сходстве грибов, поэтому таксономический анализ не является доказательством «из себя». Тем более, что в развернутом варианте матрицы отдельные таксоны предстают расчлененными и «разбросанными» по разным ее участкам, а их единство может быть установлено только в ходе сворачивания матрицы, подчиненного циклической закономерности, внешне никак не связанной с филогенией и систематикой грибов.

Экоморфологическая модель ксиломикокомплекса может быть представлена и в виде кроны филогенетического «древа» афиллофороидных грибов, развивавшегося в циклически структурированном экологическом гиперпространстве по ходу экологической адаптации и коадаптации его «побегов». Точнее, построенная модель соотносится с филогенетическим древом как экологический (горизонтальный) срез его кроны, приходящийся на современность. Целесообразно проанализировать в этом плане базовую проекцию матрицы [Арефьев, 2006, 2007], в которой среди многочисленных контактов между видами можно выделить каналы, соответствующие современным филогенетическим представлениям (см. табл. 20). Анализ таксонов на проекции экологической матрицы напоминает их географический анализ посредством наложения видовых ареалов на глобус.

Филогенетическая близость видов в матрице определяется по тем же позиционным критериям, что и экологическая, но в отличие от последней селективно, в соотношении с данными филогенетической систематики грибов. О близости видов свидетельствует их нахождение в смежных ячейках слоя матрицы либо в аналогичных по циклическим координатам ячейкам любых слоев, что и устанавливается при проецировании матрицы. В силу замкнутости цикла гидротермической валентности грибов близкими являются расположенные супротивно при плоскостном отображении матрицы мезофильные в гидротермическом плане и гигрофильные виды — так же, как и мезофильные с термофильными.

Такое сворачивание пространства матричной модели ксиломикокомплекса, с одной стороны, усложняет его понимание, с другой — позволяет полнее канализировать его отдельные области. Филогенетически близкие виды и образуемые ими линии могут быть отслежены по многим матричным каналам: у каждого вида даже в пределах одного слоя есть до 8 смежных видов и до 9 — в каждом из трех других слоев, т.е. даже без проецирования барьерного цикла, до 35 каналов связи.

Функционально-экологическая специфика грибов определяется по сумме их основных координат: от 2 до 4 — транскортикальные (2 — типичные, 3 и 4 — уклоняющиеся), от 5 до 7 — семикортикальные (5 — семи-транскортикальные, 6 — типичные семикортикальные, 7 — семи-нонкортикальные), от 8 до 10 — раневые, или нонкортикальные.

Необходимо заметить, что обитание грибов на березе может накладываться на них в рамках данного ксиломикокомплекса определенную экологическую специфику, которая, однако, вряд ли простирается за пределы фундаментальной ниши видов.

6.2. ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ ТАКСОНА

Морфологический тип таксона в экологическом аспекте предстает в виде экоморфологического типа, что позволяет, анализируя его, в какой-то мере судить об экологической специфике таксона. Под «экологическим типом таксона» в настоящей работе подразумевается эталон, наиболее полно отражающий экологическую специфику таксона и генеральный на данный момент результат его эволюции.

В этом смысле термин в большой степени соответствует исходному греч. *typos* — образец или форма в значении «образец, отпечаток» [Словарь..., 1985]. Однако бытует понимание термина «экотип» и как генетически дифференцированной субпопуляции, ограниченной определенным местообитанием [Tureson, 1922; Вальтер, 1982]. В этом значении экотип является, на наш взгляд, не совсем удачным синонимом экологической расы. При известной многозначности слова «тип» (даже в биологической терминологии) параллельное толкование термина «экотип», очевидно, допустимо. Такая конкретизация, предметность «экотипа таксона» несет определенную условность, но удобна при попытках выхода на филогению.

Критерием для выделения экотипа таксона на видовом уровне является центральное положение вида в матричной структуре таксона родового или более высокого уровня. Под «протоэкотипом» понимается вид, предположительно наиболее близкий по экологии к эволюционно исходной предковой форме таксона. Определяется он по совокупности примитивных экологических и морфологических признаков [Бухгольц, 1902; Corner, 1966; Nobles, 1971] на фоне всей матричной структуры таксона.

Увы, давно замечено, что вопрос о примитивности морфологических признаков грибов в филогенетическом плане не решается однозначно, и в качестве таковых могут ошибочно рассматриваться редуцированные формы [Бухгольц, 1902], прогрессивные по критериям экономии природы. Примитивными признаками могут быть слабая или, напротив, узкая [Цвелев, 1971] специализация вида. В качестве примитивных признаков дереворазрушающих грибов можно рассматривать способность к обитанию в подстилке [Corner, 1966; Kreisel, 1969] или, напротив, гемибиотрофию — преимущественное использование протопласта ксилемы и коры в метаболизме некоторых «пионерных» дереворазрушителей, например *Chondrostereum purpureum* [Давыдкина, 1974], близких к так называемым «деревеоокрашивающим» грибам. Однако и такие пограничные способы существования ксилотрофных грибов могут быть как исходными для этой группы, так и приобретенными на более поздних стадиях их эволюции, а возможно, и вторично приобретенными в рамках филума. В этом плане даже облигатные паразитические формы могут давать начало абиотрофным филогенетическим линиям, что иллюстрирует, например, флоридейная гипотеза происхождения грибов [Feldmann J., Feldmann G., 1958; Demoulin, 1974; Змитрович, 2001]. Деструктивный тип гнили, с коэволюционных позиций рассматривавшийся в качестве примитивного признака [Nobles, 1958, 1971], с позиций морфологии и биохимии уже не признается таковым [Gilbertson, 1980; Pirozynski, 1981], а связан, скорее, со стой-

костью разлагаемых лигноцеллюлоз у хвойных и ядровых лиственных. Это так или иначе проявляется у большинства ядровых паразитов; даже представители сем. Phellinaceae и Perenniporaceae, для которых в целом характерен коррозийный тип гнили, вызывают у растущих хвойных деревьев «ситовые» гнили смешанного типа [Арефьев, 2009б]. Вне связи с типом гнили примитивным признаком вида, очевидно, является обитание на хвойных, несомненно, более древних если не в плане происхождения [Kato, 1990], то в плане эдификации лесной растительности — особенно в тех случаях, когда оно сочетается с другими примитивными признаками и с обитанием более продвинутых представителей таксона на лиственных. Несомненно, рассмотрение одних только экологических признаков (как, впрочем, и любой однобокий подход) в подобного рода анализе не является достаточным, необходимо параллельное привлечение данных систематики, в частности оценка систематической обособленности таксона. Предлагаемый матричный анализ вообще пока не претендует на выявление филогенеза конкретных рассматриваемых видов, а показывает, скорее, модель известных филогенетических схем на экологическом фоне.

Следует отметить, что фрактальная природа рассмотренной выше матричной модели ксиломикокомплекса в соответствии с современными представлениями вполне может быть приложима и к эволюционному аспекту. Фрактальность процесса эволюции усматривается еще в концепции номогенеза, выдвинутой Л.С. Бергом [1977], в соответствии с которой, в частности, факт программированности онтогенеза экстраполируется и на филогенез, а эволюция представляется как закономерное развертывание уже существующих задатков, по-видимому заложенных на молекулярном уровне [Levontin, 1973] (т.е. в образующем элементе фрактальной молекулы ДНК), ограниченное естественным отбором. При этом Л.С. Берг полностью отказался от случайности эволюционного процесса. В исследованиях Б.А. Богатых [2006] уже вполне определенно проводится анализ фрактальных структур живого в аспекте направленности, запрограммированности эволюционного процесса. В частности, с этих позиций объясняются природа полиморфологических рядов, гиперциклы Эйгена, гомологические ряды Вавилова и другие феномены эволюции.

В качестве основы для филогенетического анализа ксиломикокомплекса взята наиболее популярная ныне система Nordic Macromycetes [1992, 1997] (NM) с некоторыми изменениями, параллельно рассмотрены также широко используемые специалистами [Коткова и др., 2002; и др.] системы, принятые в 8-м и 9-м изданиях «Словаря грибов...» [Ainsworth..., 1995, 2001] (ABDF-8; ABDF-9), и явно заслуживающая внимания оригинальная система И.В. Змитровича [2001], во многом перекликающаяся со взглядами одного из крупнейших морфологов XX столетия Э. Корнера [Corner, 1954, etc.; Змитрович, 2002]. (Хотя после опубликования системы отдельные ее детали И.В. Змитровичем пересматривались, мы будем ориентироваться на этот, пока наиболее целостный ее вариант.) Во избежание чрезмерного усложнения анализа другие системы грибов подробно не рассматриваются. Следует отметить, что система 9-го издания «Словаря грибов...» существенно уклоняется от принципов морфоло-

гической систематики в пользу систематики молекулярной. Проведенный ниже анализ на более целостном уровне подтверждает опубликованные ранее результаты [Арефьев, 2003б].

6.3. АНАЛИЗ ТАКСОНОВ В ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКОМ КОНТИНУУМЕ

Макромицеты пор. **Schizophyllales** (NM) представлены в экоморфологической матрице Betula-ксиломикокомплекса 18 видами сем. Schizophyllaceae (из них вполне афиллофороидных 12), образующими в проекции единый связный блок (экологически связанное множество) (табл. 18). Все они отнесены к периферийным грибам — веточным, заболонным или развивающимся на погибших базидиомах других трутовиков. По отношению к состоянию субстрата виды семейства проецируются в непрерывную последовательность от не вполне типичных транскортикальных грибов (индекс 4) до некортикальных (индекс 9), смещенную в область последних: *Gloeoporus dichrous* (4), *Panellus violaceofulvus* (5), *P. serotinus* (6), *Merulius tremellosus* (6), *Phlebia rufa* (7), *Auriculariopsis ampla* (7), *Byssomerulius corium* (7), *Irpicodon pendulus* (7), *Plicatura crispa* (7), *P. nivea* (7), *Panellus stypticus* (8), *Phlebia radiata* (8), *Meruliopsis taxicola* (8), *Gelatoporia pannocincta* (9), *Punctularia strigoso-zonata* (9), *Chondrostereum purpureum* (8), *Schizophyllum commune* (7).

Центральное, связующее положение в матричном блоке семейства занимают семикортикальные гидротермические эврибионты и ксеротолеранты из числа флебиоидных и сравнительно близких к афиллофороидным плевротоидных (р. *Panellus* s. l.) грибов, свойственные довольно поздним стадиям разложения древесины. Род *Panellus* s. l., по представлениям, разделяемым И.В. Змитровичем [Corner, 1971], весьма близок к предковым формам пор. Schizophyllales; он с соавторами [Змитрович и др., 2004] выделяет в составе этого рода несколько самостоятельных родов: *Panellus* P. Karst., *Sarcomyxa* P. Karst., *Scytinotus* P. Karst. (к последнему относит и *S. crispus* (Pers.: Fr.) Spirin et Zmitr., syn.: *Plicatura crispa* (Pers.: Fr.) Rea). К центральному положению в матричном блоке рода наиболее близок *Panellus serotinus*, а в составе Betula-комплекса наиболее обычен *Panellus stypticus*, выступающий в качестве некортикального гидротермического эврибионта, очевидно, сукцессора *Chondrostereum purpureum* и *Lenzites betulina*.

Пересекающийся с предыдущим блок флебиоидных грибов образован треугольником *Phlebia rufa* — *Ph. radiata* — *Merulius tremellosus*. Первые два вида, характерные для валежника лиственных пород, образуют обычно распростертые базидиомы с приподнятым краем в виде зачаточной шляпки. Близкий к ним, но более эврибионтный во всех отношениях *Merulius tremellosus*, заселяющий заболонь самых разных по объему субстратов от крупных стволов до ветвей, в вышеназванных филогенетических воззрениях ассоциируется со следующим после плевротоидного этапом эволюции порядка Schizophyllales. Об экологической специфике этой эволюции, очевидно, можно судить по экологии этого семикортикального вида. В ряду гидротермических эврибионтов в качестве не вполне типичного транскортикального гриба к *Merulius tremellosus* при-

Таблица 18

Матричный блок порядка Schizophyllales (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
(2)	(2)	1	2	3	4	5	(4)
1	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	<i>Gloeoporus dichrous</i>	(<i>Panellus violaceoful- vus</i>) (<i>Skeletocutis lilacina</i>)	—	—	—
3	—	—	(<i>Skeletocutis nivea</i>)	<i>Merulius tremellosus</i> (<i>Panellus serotinus</i>) <i>Skeletocutis amorphia</i>	<i>Auriculariopsis ampla</i> (<i>Panellus mitis</i>) <i>Plicatura nivea</i> (<i>Skeletocutis carneogri- sea</i>)	—	—
4	—	—	—	<i>Byssomerulius corium</i> <i>Irpicondon pendulus</i> <i>Plicatura crispa</i> <i>Phlebia rufa</i> (<i>Skeletocutis subin- carnata</i>)	<i>Chondrostereum purpu- reum</i> (<i>Gloeoporus dichrous</i>) <i>Merulioopsis taxicola</i> (<i>Panellus stypticus</i>) <i>Phlebia radiata</i>	—	—
5	—	—	—	—	<i>Gelatoporia pannocincta</i> <i>Punctularia strigos- zonata</i> <i>Schizophyllum commune</i>	—	—
(4)	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Здесь и далее серым цветом выделены виды, не относящиеся к данному порядку в системе NM.

мыкает *Gloeoporus dichrous*, с другой стороны, в качестве некортикальных грибов — *Phlebia radiata* и *Meruliopsis taxicola* (последний, вероятно, относится к *Phanerochaetinae*) [Zmitrovich et al., 2006].

Ряд гигрофилов от транскортикальных до некортикальных составляют *Plicatura nivea*, *Auriculariopsis ampla*, *Panellus violaceofulvus*, *P. mitis*. Из них первые два редки на березе, но характерны для пойменных гигрофильных пород (первый — для ольхи вплоть до поздних стадий ксилолиза, второй — для тополей на ранних стадиях разрушения ветвей), третий — для хвойных, т.е. представители рассматриваемого семейства малохарактерны в качестве гигрофилов. Гигрофильные свойства проявляет широко распространенный на березе *Chondrostereum purpureum*, заселяющий свежую, еще не утратившую прижизненной влаги раневую древесину и наиболее обычный в поймах.

В ряд ксеротолерантов в той же последовательности входят *Irpicodon pendulus*, *Plicatura crispa*, *Byssomerulius corium*, *Phlebia rufa*, *Gelatoporia pannocincta*, *Punctularia strigoso-zonata*, *Schizophyllum commune*. Хотя число видов здесь наиболее велико, из них обычны для березы только два — *Plicatura crispa* и *Schizophyllum commune*, но первый из них, по нашим данным, более обычен для ольхи и дуба, а второй — для липы и некоторых других неморальных пород. Семикортикальный *Plicatura crispa*, развивается обычно на средних стадиях разложения древесины березы и буковых, чаще на ветвях. Спроецированные в ту же ячейку *Irpicodon pendulus* и *Byssomerulius corium* имеют аналогичную специфику — первый, как правило, на хвойных, а второй в условиях Западной Сибири на липе, ивовых и розоцветных; *Phlebia rufa* обычен на поздних стадиях разложения осины. Из раневых видов, развивающихся на березе, спроецированных в следующую ячейку, *Punctularia strigoso-zonata* и *Gelatoporia pannocincta* также наиболее характерны для осины на юге лесной зоны, первый в качестве первичного, даже пионерного разрушителя коры и заболони, второй в качестве его сукцессора на поздних стадиях разложения валежника. *Schizophyllum commune* способен развиваться в крайне жестких засушливых условиях, осваивая чрезвычайно широкий диапазон субстратов, включая самые разные лиственные и хвойные породы, а также разные стадии разложения древесины и коры.

В рядах ксеротолерантных и гигрофильных грибов прослеживаются параллельные виды *Schizophyllaceae*, весьма близкие по морфологии и многим аспектам экологии: *Plicatura crispa* (ксеротолерантный) — *P. nivea* (гигрофильный), *Byssomerulius corium* — *Auriculariopsis ampla*, *Punctularia strigoso-zonata* — *Chondrostereum purpureum*. Напротив, виды семейства, спроецированные в одной ячейке, существенно разнятся морфологически, а в экологическом отношении хотя и имеют существенное сходство по гидротермическим и функциональным показателям, отличаются по широте ниши, месту в сукцессии, некоторым биотопическим особенностям, а также в отношении предпочитаемой породы. В целом гигрофильные виды данного порядка ассоциируются преимущественно с породами деревьев, характерными для поем (ольха, тополь), термофильные ксеротолеранты чаще с осиной и другими породами, распространенными на юге лесной зоны; наиболее характерные для березы виды принадлежат к числу гидротермических эврибионтов.

Meruliopsis taxicola, возможно, филогенетически близок к фанерохетовым грибам р. *Ceriporiopsis* Domański [Змитрович, 2001], что не противоречит его смежному с представителями этого рода, а также с видами р. *Ceriporia* Donk матричному положению (эти два рода могут быть частично объединены в рамках рода фанерохетовых грибов *Ceriporia* [Zmitrovich et al., 2006]). В пользу их матричной близости свидетельствует и синонимика, например *C. purpurea* (Fr.) Donk, syn.: *Meruliopsis purpurea* (Fr.) Bondartsev. Для березы *Meruliopsis taxicola* не характерен, но в качестве гидротермического эврибионта вполне обычен на усохших нижних ветвях хвойных пород, после гибели дерева переходит с них на окружающую древесину и кору, а иногда и в центральные гнили, вызванные другими грибами. Во многом аналогичные черты экологии имеет и *Gloeoporus dichrous*, характерный для березы в качестве сукцессора стволового паразита *Inonotus obliquus*. Очевидно, это определяет и морфологическое сходство *Gloeoporus dichrous* и *Meruliopsis taxicola*, до недавнего времени относимого к роду *Gloeoporus*.

В связи с филогенетической близостью *Gloeoporus dichrous* и *Chondrostereum purpureum* [Змитрович, 2001; и др.] следует отметить, что *Gloeoporus dichrous* часто развивается на сломленных вследствие развития центральной гнили стволах, что придает ему некоторую экологическую двойственность, примечательную в эколого-филогенетическом плане. Как и большинство вторичных грибов, он отнесен к транскортикальным грибам не столько в силу собственных особенностей проникновения в древесину, сколько в силу сукцессионной сопряженности с первичным транскортикальным видом, в данном случае с *Inonotus obliquus*. В Северной Америке такой тесной сопряженности не наблюдается [Gilbertson, Ryvarden, 1986] и *Gloeoporus dichrous* выступает, вероятнее всего, в качестве раневого гриба, который в матрице был бы близок к *Chondrostereum purpureum* [Арефьев, 2002ж, 2003г]. В настоящей редакции матрицы эти виды, свойственные редколесьям, оказываются близки лишь при ее сворачивании до двоичной структуры. Данная коллизия иллюстрирует упрощенное отображение матрицей сложной конфигурации комплексной плоскости модели ксиломико-биоты.

Таким образом, макромицеты сем. Shizophyllaceae в пределах *Betula*-комплекса перекрывают весь сукцессионный спектр разрушителей древесины от пионерных грибов, слабо использующих ее лигноцеллюлозный комплекс (*Chondrostereum purpureum*, *Schizophyllum commune*), до грибов, способных осуществлять поздние стадии разложения вплоть до ее гумификации (*Merulius tremellosus*, *Phlebia radiata*). В плане гидротермической валентности они ориентируются в широком диапазоне (почти отсутствуют только мезофильные макромицеты), но центральное место как по числу видов, так и по их численности в нем занимают эврибионты и термофильные ксеротолеранты.

Из видов, занимающих центральное место в матричной структуре семейства, *Merulius tremellosus* может развиваться на лиственных и реже на хвойных породах [Арефьев, 1997в, 2002а], что (вместе с матричной близостью к р. *Panellus*) дает основания рассматривать его в качестве близкого к исходному афиллофороидному экотипу внутри семейства. В соответствии с мнением И.В. Змитровича [2001], развивающего взгляды Корнера [Corner, 1971], подобная *Merulius*

tremellosus семирезупинатная форма может рассматриваться в качестве промежуточной при выведении *Schizophyllales* из агарикоидных грибов, а резупинатные (как правило) *Phlebia radiata* и *P. rufa* — как ближайшее продолжение этой морфофилогенетической линии. С другой стороны, в данном случае, пусть и не на правах генеральной линии эволюции семейства, возможен и обратный вариант филогенеза от резупинатной формы к семирезупинатной [Bessey, 1942; Пармасто, 1968, 1969]. Разумеется, все рассматриваемые здесь варианты не претендуют на выявление филогенеза конкретных видов, а являются, скорее, иллюстрацией известных филогенетических схем на эколого-морфологическом фоне.

Как на лиственных, так и на хвойных обычен смежный в матрице с вышеназванными видами *Schizophyllum commune* — слабый дереворазрушитель, использующий остатки протопласта клеток коры и ксилемы [Рипачек, 1967], а иногда и базидиомы других трутовиков [Бондарцева, Уранчимэг, 1993]. Э.Х. Пармасто [Бондарцева, Пармасто, 1986] выводит этот вид от цифелловых грибов, способных развиваться на травах, листьях и переходящих на древесину. И.В. Змитрович [2001] считает его одним из реликтовых звеньев между семи-агарикоидными и мерулоидными грибами. Иными словами, этот вид также может рассматриваться в качестве близкого к протоэкотипу семейства. Предковыми могли быть формы, занимавшие в плане экологии промежуточное положение между *S. commune* и *Chondrostereum purpureum* — еще более слабым ксилотрофом, близким к «деревоокрашивающим» грибам, способным заселять только древесину с живыми клеточными элементами [Рипачек, 1967; Давыдкина, 1974]. По этой логике основное направление эволюции семейства в данном его объеме мог составить переход от гемибиотрофии на коре к обитанию на перегнившей древесине, а затем и древесине, бедной лигноцеллюлозами. Напротив, если предковые формы были подстилочными грибами, их переход к ксилобиотрофии возможен, например, при паразитическом «вырождении» микориз.

В системе ABDF-8 в порядок *Schizophyllales* из названных видов включен *Schizophyllum commune*, характеризующийся значительными морфологическими особенностями; типичные афиллофороидные виды отнесены к пор. *Stereales* (сем. *Meruliaceae* — *Byssomerulius*, *Chondrostereum*, *Gloeoporus*, *Merulius* и сем. *Amylocorticiaceae* — *Plicatura*), помимо них представленному другими периферийными видами; в таком составе порядок *Stereales* проявляется в матрице как связанное множество видов.

В «молекулярной» системе ABDF-9 большинство из рассмотренных выше афиллофороидных видов отнесено к пор. *Polyporales* в рамках сем. *Meruliaceae* (*Auriculariopsis*, *Chondrostereum*, *Gloeoporus*, *Phlebia*). Примечательна матричная близость *Irpicodon* и *Plicatura*, *Punctularia* и *Cytidia*, выносимых в семейства *Atheliaceae* и *Corticaceae* соответственно.

И.В. Змитрович [2001], напротив, трактует пор. *Schizophyllales* шире, включая *Schizophyllum commune* (близкий, по его мнению, к исходным формам порядка) и р. *Panellus* P. Karst. в сем. *Schizophyllaceae*, а остальные вышеназванные виды, а также роды *Skeletocutis* Kotl. et Pouzar и *Gelatoporia* Niemelä (*G. pannocincta* (Romell) Niemelä, syn.: *Ceriporiopsis pannocinctus* (Romell) Gilb. et Ryvarden) в сем. *Meruliaceae*. При этом выстраивается линия *Merulius* — *Gloeoporus* — *Skeletocutis*, что соответствует матричной близости их представите-

лей. Кроме того, к данному порядку в составе сем. *Crustodermataceae* он относит и «стереоидно-телефороидные» роды *Boreostereum*, *Columnocystys*, *Lopharia*, характерные для коры и старого валежника хвойных. В матрице эти вторичные условно транскортикальные грибы примыкают только к существенно отличающемуся от них в экоморфологическом отношении *Gloeoporus dichrous*. Рассматриваемый ниже *Cylindrobasidium evolvens* — слабый дереворазрушитель, близкий к «деревуокрашивающим» грибам [Рипачек, 1967; Василяускас, Стенлид, 2000], включен в сем. *Hyphodermataceae* и входит в единый матричный блок пионерных грибов. При этом матричная связность данного порядка в целом и отдельных его семейств в системе И.В. Змитровича сохраняется, порядок в матрице выглядит более компактным, чем в системе NM.

Макромицеты пор. **Phanerochaetales** (NM) представлены в матрице 19 видами сем. *Rigidoporaceae*. Почти все они отнесены к вторичным стволовым грибам и образуют в матрице единое связное множество (табл. 19). Семейство образует ряд в диапазоне от транскортикальных до семикортикальных грибов (включая паразитические формы): *Rigidoporus crocatus* (2), *Oxyporus corticola* (3), *O. ravidus* (3), *O. borealis* (3), *Physisporinus vitreus* (3), *Leucophellinus irpexoides* (4), *Oxyporus obducens* (4), *O. populinus* (4), *O. phellodendri* (4), *O. philadelphi* (4), *O. latemarginatus* (4), *Rigidoporus undatus* (4), *Physisporinus sanguineus* (5), *Climacodon septentrionalis* (5), *C. pulcherrimus* (7), *Climacocystis borealis* (6), *Castanoporus castaneus* (6). Наиболее широко представлены мезофильные (*Oxyporus populinus*, *O. obducens*, *O. latemarginatus* и др.) и термофильные виды (*Oxyporus corticola*, *O. ravidus*, *Climacodon septentrionalis*, *C. pulcherrimus*, а также *Rigidoporus crocatus*). Гигрофилы представлены *Oxyporus borealis* (морфологически нечетко дифференцируемый вид в составе *O. corticola*-комплекса), грибами р. *Physisporinus*. К эврибионтам отнесен *Climacocystis borealis*, близкий к гигрофилам в силу специфики развития на крупноствольном валежнике (обычно еловом).

Центральным в матричной структуре семейства в этом его составе является р. *Oxyporus* (Bordot et Galzen) Donk. В интерпретации Т. Ниемеля [2001] этот род включен в более крупный р. *Rigidoporus*. Транскортикальный *Oxyporus obducens*, очевидно, наиболее близок к протоэкотипу рода. Это малочисленный, но широко распространенный гидротермический мезофил, обитающий как на лиственных, так и на хвойных породах. Еще более характерны для хвойных представители морфологически сравнительно примитивного гигрофильного рода *Physisporinus* P. Karst. (на березе *Ph. vitreus* и *Ph. sanguinolentus*), способные обитать на коре, переходить на подстилку и почву, что позволяет рассматривать этот род как наиболее близкий к исходному экотипу семейства. Вероятно, от подобных форм р. *Oxyporus* мог эволюционировать в направлении к существованию на лиственных породах в неморальных, затем и в бореальных лесах. От *O. obducens* прослеживаются направления к обитанию на усохших и горелых стволах неморальных лиственных (*O. latemarginatus*), к паразитизму на них (*O. populinus*), к ксеротолерантности (*O. corticola*). Род *Climacodon* в данной трактовке семейства мог эволюционировать от исходных форм, экоморфологически близких к *Oxyporus ravidus*, входящему в *O. corticola*-комплекс, к паразитизму на поврежденных огнем стволах лиственных пород (*Climacodon septentrionalis*) и далее к обитанию на горелом валежнике (*C. pulcherrimus*) в довольно

Таблица 19

Матричный блок порядка *Phanerochaetales* (NM)

№	(Редкоleşя)	Сомкнутый лес	Редкоleşя	Усыхающий лес	Распадающиеся редкоleşя	Распадающийся лес	Распадающиеся редкоleşя
(2)	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Leucophellinus irpexoides</i> <i>Oxyporus obducens</i> <i>Rigidoporus undatus</i>				
1		<i>Rigidoporus crocatus</i>	<i>Physisporinus vitreus</i>	<i>Oxyporus latemarginatus</i> <i>O. philadelphi</i> <i>O. phellodendri</i> <u><i>O. populinus</i></u>			
2	<i>Leucophellinus irpexoides</i> <i>Oxyporus obducens</i> <i>Rigidoporus undatus</i>	<i>Oxyporus corticola</i> <i>O. ravidus</i>	<i>Oxyporus borealis</i>	<i>Physisporinus sanguineus</i>	<i>Castanoporus castaneus</i>		
3		<i>Oxyporus latemarginatus</i> <i>O. philadelphi</i> <i>O. phellodendri</i> <u><i>O. populinus</i></u>	<i>Climacodon septentrionalis</i>	<i>Climacosystis borealis</i>	—	—	
4			<i>Castanoporus castaneus</i>	<i>Climacodon pulcherrimus</i>	—	—	—
5				—	—	—	
(4)					—		

Примечание. Здесь и далее подчеркнуты паразитические виды.

широких трофическом и гидротермическом диапазонах, включая южную часть таежной зоны. Род *Climacocystis* мог эволюционировать в подобном направлении в ассоциации с хвойными, прежде всего с елью, что придало изредка встречающемуся на березе *C. borealis* бореальный характер распространения.

В системе ABDF-8 все названные виды рассматриваются в составе трех семейств пор. *Poriales*. Экологическая связность этого крупного порядка, включающего семейства *Climacodontaceae*, *Rigidoporaceae*, *Poriaceae*, *Polyporaceae*, *Phaeolaceae*, в рамках матрицы совершенно очевидна. При этом роды *Climacodon* и, особенно, *Climacocystis* более органично вписываются в матричную структуру сем. *Poriaceae* (наряду с представителями р. *Tyromyces* и др.), нежели в структуру сем. *Rigidoporaceae* NM.

В системе ABDF-9 рассматриваемые грибы распадаются на порядки Нуменохеталяс (*Leucophellinus*, *Oxyporus*) и *Poriales*, а в рамках последнего на семейства *Наралопилацеа* (*Climacocystis*), *Мерипилацеа* (*Rigidoporus*) и *Фанерохаетацеа* (*Castanoporus*, *Climacodon*). Примечательно, что виды р. *Rigidoporus* Niemelä оказываются в разных порядках. В пользу филогенетической связи р. *Oxyporus* с гименохетовыми грибами может свидетельствовать то, что к последним относятся наиболее типичные стволовые паразиты, в число которых входит и *O. populinus*. В более жестких климатических условиях Западной Сибири аналогичные паразитические свойства на кленах (*Acer*) проявляет *O. corticola* [Арефьев, 1997в, 2002д]. С другой стороны, сходство этих таксономических групп грибов на молекулярном уровне может определяться многоуровневой конвергентной адаптацией разных филогенетических линий к обитанию на субстратах одного типа (стойкие лигноцеллюлозы).

В системе И.В. Змитровича все рассматриваемые виды пор. *Phanerochaetales* (NM) включены в пор. *Scutigerales*. Роды *Oxyporus*, *Rigidoporus*, *Physisporinus* объединены с р. *Inonotus* s. l. и *Phellinus* s. l. в сем. *Мускоропорогацеа*. В матрице они составляют связное множество транскортикальных и паразитических грибов, к исходному экотипу которого, вероятно, близок резупинатный *Inonotopsis subiculosa* — характерный для хвойных гигрофил, способный переходить на подстилку. Этот редкий примитивный вид в системе NM относится к пор. Нуменохеталяс, но близок к родам *Physisporinus* — *Rigidoporus* — *Oxyporus* отсутствием щетинок. Отнесенные к данному порядку роды *Laetiporus*, *Phaeolus* и *Руснопорееллус* вошли в сем. *Phaeolaceae*; в свернутой матрице они образуют «связку» вторичных термофильных транскортикальных и паразитических грибов. Роды *Climacodon* и *Climacocystis* отнесены к сем. *Scutigerales*. В матрице они вместе с другими представителями семейства (*Tyromyces*, *Abortiporus*, *Aurantiporus*, *Spongipellis*, *Наралопилус*, *Leptoporus*) тоже образуют экологически связное множество.

Макромицеты пор. *Aleurodiscales* (NM) в матрице представлены видом *Cytidia salicina*, определенным как первичный веточный гигрофильный раневый гриб. Обычно этот широко распространенный вид развивается на коре и тонких свежих ветвях древесных пород сем. *Саликацеа*, на березе единично найден в южной Гренландии [Knudsen et al., 1993].

В системе ABDF-8 *C. salicina* отнесен к пор. *Stereales*, сем. *Corticaceae* s. str., куда входит и экологически близкий к нему разрушитель осинового коры и забо-

лони *Punctularia strigoso-zonata*, примыкающий к нему в матрице. В рамках всего порядка *Cytidia salicina* входит в крупное экологически связанное множество относимых к нему грибов (*Cylindrobasidium*, *Stereum* и др.). В данной концепции матричное положение вида выглядит весьма закономерным.

В системе И.В. Змитровича р. *Cytidia* отнесен к сем. Peniophoraceae пор. Tricholomatales вместе с родами *Punctularia* и *Stereum*, что также включает данный вид в экологически связанное таксономическое множество. При этом, например, *S. sanguinolentum*, развивающийся в широком диапазоне стадий разложения древесины от начальных до поздних [Hallaksela, 1993], может рассматриваться в качестве переходного звена от пионерных грибов, таких как *Cytidia salicina*, к типичным ксилотрофам данного семейства, таким как *Stereum hirsutum* [Рабинович и др., 2001].

Макромицеты пор. **Stereales** (NM) представлены 20 видами: один из которых относится к сем. Cylindrobasidiaceae (*Cylindrobasidium evolvens*), пять (*Lopharia cinerascens*, *L. mirabilis*, *Boreostereum radiatum*, *Columnocystis abietina*, *C. ambigua*) — к сем. Chaetodermataceae, остальные — к сем. Peniophoraceae (табл. 20).

Виды порядка распадаются на две слабо соприкасающиеся экологические группировки, в меньшую из которых вошли представители сем. Chaetodermataceae. Все виды отнесены к периферийным грибам, охватывающим диапазон от условно транскортикальных до раневых: *Columnocystis abietina*, *C. ambigua*, *Boreostereum radiatum*, *Lopharia mirabilis*, *L. cinerascens* (3–4), *Peniophora pini*, *Stereum subtomentosum*, *S. ostrea*, *S. rugosum*, *S. sanguinolentum*, *Amylostereum chailletii* (5–7), *A. areolatum*, *Peniophora rufa*, *Porostereum spadiceum* (вероятно, относится к Phanerochaetinae [Zmitrovich et al., 2006], *Stereum hirsutum*, *S. gausapatum*, *S. ochraceo-flavum*, *S. striatum*, *Xylobolus subpileatus*, *Cylindrobasidium evolvens* (8–10).

Первые пять видов «стереоидно-телефороидных» грибов сем. Chaetodermataceae на березе нами не отмечены, но по физиономической близости и экологической сопряженности на хвойных породах, по одинаковому типу гнили они скоординированы рядом с *Thelephora terrestris* (Thelephorales). Шляпочные формы последнего иногда встречаются на коре у основания ствола берез, чаще на старых гарях, а также на древесине, разрушенной бурой гнилью. На березе такую гниль в подавляющем большинстве случаев вызывают *Fomitopsis pinicola* и *Piptoporus betulinus*, численность которых также увеличивается на гарях, что позволяет скоординировать «телефороидно-стереоидные» макромицеты в качестве сукцессоров этих транскортикальных видов. Поэтому транскортикальными «телефороидно-стереоидные» грибы можно назвать лишь условно; кора сама является для них питающим субстратом, а в древесину они проникают обычно на поздних стадиях разложения, когда субстрат утрачивает свою целостность.

Порядок Stereales охватывает весь гидротермический спектр ксиломикокомплекса березы. В качестве гигрофильных видов в его составе ординируются *Columnocystis abietina* и *C. ambigua*, характерные для сравнительно влаголюбивой ели и, возможно, способные осваивать березовую кору и горелую древесину во влажных условиях (первый — с борео-берингийским, а второй — с борео-атлантическим ареалом). В порядок также входят семирезупинатные

Таблица 20

Матричный блок пор. Stereales (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Lopharia mirabilis</i>				
1		<i>Thelephora terrestris</i>	<i>Colonnocystis abietina</i> <i>C. ambigua</i>	<i>Lopharia cinerascens</i>			
2	<i>Lopharia mirabilis</i>	<i>Boreostereum radiatum</i>	<i>Гименохае́та табакина</i> →	—	<i>Stereum ostrea</i>		
3		<i>Lopharia cinerascens</i>	—	(<i>Peniophora pini</i>)	<i>Amylostereum chailletii</i>	<i>Amylostereum areolatum</i> <i>Porostereum spadiceum</i> <i>Stereum gausapatum</i> <i>S. striatum</i>	
4			<i>Stereum ostrea</i>	<i>Stereum submentosum</i>	(<i>Peniophora rufa</i>) <i>Stereum hirsutum</i>	<i>Cytidia salicina</i> <i>Stereum rugosum</i>	<i>Stereum ochraceo-flavum</i> <i>Xylobolus subpileatus</i>
5				<i>Amylostereum areolatum</i> <i>Porostereum spadiceum</i> <i>Stereum gausapatum</i> <i>S. striatum</i>	<i>Stereum sanguinolentum</i>	<i>Cylindrobasidium evolvens</i>	
(4)					<i>Stereum ochraceo-flavum</i> <i>Xylobolus subpileatus</i>		

Amylostereum hailletii (растущий обычно на хвойных), *A. areolatum* и *Stereum rugosum*, ассоциирующийся прежде всего с ольхой и встречающийся вплоть до лесотундры на горелой березе.

Из типичных представителей рассматриваемого филума (с наличием развитой шляпки) к гидротермическим эврибионтам относится раневый *Stereum hirsutum*, чаще развивающийся на первых стадиях гниения раневой и горелой древесины березы. Еще более широко распространен образующий менее развитые шляпочные формы пионерный *Cylindrobasidium evolvens*, встречающийся на карликовой березе (ернике) в тундровой зоне. Зачаточные шляпки в виде узкого отгиба распростертой базидиомы образуют иногда представители р. *Peniophora* Cooke — *P. rufa* и *P. pini*, включавшиеся ранее на этом основании в р. *Stereum* Pers. Эти чрезвычайно широко распространенные в умеренной зоне грибы очень характерны для ветвей, а *Peniophora pini*, не отмеченный на березе, способен поражать живые ветви хвойных пород. Семикортикальный в целом р. *Peniophora* по своей экоморфе может рассматриваться как связка между типичными стереумовыми и «телефороидно-стереоидными» грибами.

Типичным термофильным ксеротолерантом является характерный для старого отпада березы в южной части ее ареала *Stereum subtomentosum*. В этой же группе ординируется *Stereum sanguinolentum*, широко распространенный на хвойных и изредка отмечаемый на горелой березе по югу Западной Сибири и Урала. *Boreostereum radiatum* имеет, очевидно, более ограниченное распространение: в Европе, прежде всего, на хвойных, а в Азии и на лиственных [Eriksson, Ryvarden, 1973; Давыдкина, 1980].

Наиболее многочисленны мезофильные виды порядка. Из них конкретно на березе указываются *Xylobolus subpileatus* и *Stereum gausapatum*, ассоциирующиеся прежде всего с дубом, а также неморально-тропический *S. ostrea*. Последний, судя по строению базидиомы (характерно суженное в виде ножки основание шляпки) и близости к семикортикальному *S. subtomentosum*, осуществляет поздние стадии разложения валежника. Прочие виды этой гидротермической градации (*Lopharia cinerascens*, *L. mirabilis*, *Stereum ochraceo-flavum*, *S. striatum*, *Amylostereum areolatum*) указываются как широко распространенные на лиственных породах в неморальных лесах; по своим характеристикам они закономерно вписываются в матрицу. Первые два вида, развивающиеся на поздних стадиях разложения древесины, особенно *Lopharia mirabilis*, могут рассматриваться в качестве связки между грибами со стереоидной и гидноидной (*Gloiodon*, *Steccherinum*) формой гименофора.

Семикортикальные мезофильные виды составляют матричное ядро основной части порядка Stereales, вероятно указывающее на его происхождение. Среди них действительно ординируются наиболее примитивные представители порядка — *Lopharia* среди Chaetodermataceae, *Stereum ochraceo-flavum* среди прочих [Давыдкина, 1980]. Менее представлены, по-видимому, эволюционно более поздние ксеротолерантные и факультативно гигрофильные формы. Наконец, очевидно, наиболее поздними являются гидротермические эврибионты, в частности специализированный на лиственных *Stereum hirsutum* и развивающийся преимущественно на ранних стадиях разложения древесины *Cylindrobasidium evolvens*. Переход к этим некортикальным формам, вероятно, знамену-

ется близким к экотипу порядка видом *Stereum sanguinolentum*, отличающимся высокой пластичностью по отношению к качеству субстрата на хвойных. Обращает на себя внимание матричная близость родственных, по Т.А. Давыдкиной [1980], *Stereum sanguinolentum* — *S. gausapatum* — *S. rugosum*, а также морфологически сходного с двумя последними *S. hirsutum*.

Судя по всему, в матрице прослеживаются два направления эволюции макромицетов порядка Stereales. Первое — переход к обитанию на сильно разложившейся древесине и коре, возможно, исходное, представленное условно транскортикальными видами Chaetodermataceae. Второе — приспособление к обитанию в периферийных слоях раневой древесины, наблюдаемое у некортикальных видов *Cylindrobasidium*, *Stereum*, *Amylostereum*. Вероятно, в дальнейшем некоторые из них через поврежденные ветви переходят к факультативному паразитизму в центральной части ствола (*Stereum gausapatum*) и адаптируются к освоению стойкой ядровой древесины с развитием смешанного, «пестрого» типа гнили (*Xylobolus*). Промежуточное семикортикальное направление в пределах данного филума выражено слабо, оно представлено грибами р. *Peniophora* с распростертыми, как правило, базидиомами. Среди макромицетов в этом направлении развивались рассмотренные выше грибы сем. Schizophyllaceae, начавшего формироваться, вероятно, в более жестких гидротермических условиях.

Неморально-тропический *Stereum ochraceo-flavum* указывается для мелких ветвей лиственных пород, его развитие в качестве семикортикального гриба на североамериканских березах весьма вероятно. Т.А. Давыдкина [1980] рассматривает его вместе с *Stereum striatum* (Fr.) Fr. как наиболее примитивных представителей р. *Stereum* и через них выводит стереумовые грибы из примитивных *Lopharia* Kalchbr. et McOwan, развивающихся в контакте с почвой, т.е. в конечном счете из почвенно-подстилочных грибов. Однако наличие в составе пор. Stereales пионерного гемибитрофного *Cylindrobasidium evolvens*, одинаково свойственного лиственным и хвойным, в принципе позволяет и рассматривать его в качестве близкого к протоэкотипу порядка. Если это так, Stereales могут вести начало от грибов, заселявших недревесные части растений и первоначально использовавших протопласт коры и древесины, т.е. порядки Schizophyllales (NM) и Stereales (NM), включающие веточные формы деревообитающих грибов и близкие по экологии пионерные виды, могут быть близки и по происхождению.

Такому пониманию вполне соответствует система ABDF-8, в которой рассматриваемые стереумовые и мерулоидные грибы объединены в пор. Stereales в рамках четырех семейств: Corticiaceae s. str. (*Cytidia*, *Punctularia*), Hyphodermataceae (*Cylindrobasidium*), Meruliaceae (*Byssomerulius*, *Chondrostereum*, *Gloeoporus*, *Merulius*, *Plicatura*), Stereaceae (*Amylostereum*, *Boreostereum*, *Columnocystis*, *Stereum*, *Xylobolus*). При этом пор. Stereales образует в матрице экологически связанное множество видов, охватывающее большую часть слоя периферийных грибов.

В системе ABDF-9 рассмотренные выше по системе NM виды разнесены по двум порядкам. В пор. Russulales включены типичные стереумовые грибы (сем. Stereaceae — *Stereum*, *Amylostereum*, *Xylobolus*), а также р. *Peniophora* (Peniophoraceae); прочие входят в пор. Poriales: сем. Meruliaceae (*Cylindrobasidium*), сем. Phanerochaetaceae (*Loharia*), сем. Boreostereaceae («стереоидно-телефоро-

идные» *Boreostereum*, *Columnocystis*). Это вполне согласуется с образованием двух матричных блоков при координации Stereales NM.

И.В. Змитрович относит большинство рассмотренных стереумовых грибов к пор. Tricholomatales сем. Peniophoraceae (*Cytidia*, *Stereum*, *Punctularia*, *Xylobolus*). Роды *Lopharia*, *Boreostereum* и *Columnocystis* относятся к сем. Crustodermataceae Jülich в составе пор. Schizophyllales, что довольно естественно вписывает их в матричный блок пор. Schizophyllales NM. Такая концепция позволяет проследить матричный ряд стереумовых грибов, минуя «телефороидно-стереоидные» формы, в направлении от протоэкотипа *Stereum ochraceo-flavum* к экотипу *Stereum sanguinolentum* (на всех стадиях разложения хвойных) с дальнейшей иррадиацией *Stereum gausapatum*, *S. hirsutum*, *S. rugosum*, *Xylobolus subpileatus* (первичные на Fagales) и *Cytidia salicina* и *Punctularia strigosozonata* (на коре и заболони ивовых). В другом направлении от *Stereum sanguinolentum* отходят собственные поздним стадиям ксилолиза *Stereum ostrea* и *S. subtomentosum*. Надо заметить, что редкость вторичных транскортикальных видов, ординированных в смежных с *S. subtomentosum* ячейках матрицы, указывает на смещение реализованной ниши этого многочисленного семикортикального вида в транскортикальную область.

Макромицеты пор. **Thelephorales** (NM) представлены в матрице сем. Thelephoraceae, а в его составе видом *Thelephora terrestris* Ehrh.: Fr. (см. табл. 20). Вид этот имеет широчайшее географическое и биотопическое распространение, обитая на разного рода гнилых древесных остатках, на почве и коре многих видов деревьев, нередко развивается на коре растущих деревьев, часто отмечается в горельниках. На березе встречается нечасто, главным образом в усыхающих молодняках вместе с *Piptoporus betulinus*, что позволяет рассматривать *Thelephora terrestris* в качестве наиболее адекватного разрушителя лигнифицированных березовой губкой древесных остатков и соответственно в качестве вторичного транскортикального гриба. Вид очень близок к *Thelephora palmata* Fr., характерному для крупных лигнифицированных остатков хвойных, который может занять следующую ячейку при дихотомическом ответвлении филума грибов, образующих центральную ножку (вместе с близким по экологии неморально-тропическим родом «простереумовых» грибов *Cotylidia* P. Karst.).

В матрице *Thelephora terrestris* занимает смежное место с морфоэкологически близкими грибами родов *Boreosrereum* и *Columnocystis*, которые также в свое время относили к сем. Telephoraceae Chev. [Давыдкина, 1980]. В пользу причисления этих видов к периферийным грибам, свойственным молоднякам, говорит и то, что, обитая на периферии древесных субстратов самого разного размера, *Thelephora terrestris* способен развиваться на коре корневой шейки деревьев с самого раннего возраста, вызывая «удушение» и гибель подроста и сеянцев в питомниках [Жуков, 1978; Синадский, 1983]. Можно заметить, что к близкому с данным видом экоморфотипу относятся грибы в целом тропического р. *Phyllopora* Murrill (Hymenochaetales), в частности *Ph. ribis*, паразитирующий у основания ствола некоторых кустарников в умеренной зоне. Отмеченное сходство может свидетельствовать об одном из путей перехода ксилотрофных грибов к паразитизму.

В системах ABDF-8 и ABDF-9 рассматриваемый состав пор. Thelephorales трактуется аналогичным образом. В системе И.В. Змитровича сем. Thelephoraceae Chev. включено в пор. Gomphales Jülich, что соответствует известным взглядам Корнера [Corner, 1968].

Макромицеты пор. **Hyphodermatales** (NM) представлены в консорции березы наибольшим числом видов (около 60), входящим в три семейства и образующим пронизывающее матрицу экологически связанное множество (табл. 21).

Сем. Chaetoporellaceae в проекции матрицы составляет единый блок как в целом, так и в рамках отдельных родов. Это преимущественно периферийные грибы, характерные для поздних стадий ксилолиза; к первичным стволовым отнесены представители р. *Diplomitoporus* Domański, вызывающие активную гниль древесины [Бондарцева, 1998]. Раневые свойства видов нарастают в рядах (по родам): *Antrodiella semisupina* (2), *A. faginea* (3), *A. citrinella* (3), *A. incrustans* (3), *A. onychoides* (4), *A. romellii* (4), *A. foliaceodentata* (4), *A. hoehneltii* (4), *A. americana* (4); *Schizopora paradoxa* (4), *S. radula* (5), *S. flavipora* (6); *Diplomitoporus lindbladii* (3), *D. crustulinus* (5), *D. flavescens* (7); *Piloporia sajanensis* (5); *Skeletocutis lenis* (3), *S. nivea* (5), *S. lilacina* (5), *S. amorpha* (6), *S. odora* (6), *S. borealis* (7), *S. stel-lae* (7), *S. carneogrisea* (7), *S. subincarnata* (7), *S. ochroalba* (8).

В целом для пороидного р. *Antrodiella* характерно обитание на погибших базидиомах первичных разрушителей древесины, преимущественно транскортикальных. Также на поздних стадиях разложения древесины, часто на мелком древесном детрите развиваются представители р. *Schizopora*, иногда включаемые в более крупный р. *Hyphodontia*, внутри которого наблюдается весь диапазон перехода от пороидного к шиповатому и далее к почти гладкому гименофору при распростертой, как правило, форме базидиом. Виды р. *Skeletocutis* в рамках данного ксиломикокомплекса обитают на субстратах различной величины на разных, чаще на поздних, стадиях их разложения. Большинство из них (виды, по мнению И.В. Змитровича [2001], близкие к Schizophyllales) относится к семи- и неокортикальным грибам; *S. lenis* (близкий, по мнению В.А. Спирина и И.В. Змитровича [Spirin, Zmitrovich, 2003], к р. *Antrodiella*) примыкает к матричному ядру рода в области транскортикальных грибов.

Род *Diplomitoporus* представлен семи- и транскортикальными грибами, развивающимися преимущественно на стволовой древесине. И.В. Змитрович [2001] объединяет роды *Diplomitoporus* и *Pycnoporus* P. Karst. в траметоидный р. *Fabisporus* Zmitrovich (эти роды оказываются и экологически связными в рамках матрицы). По гидротермической валентности *Diplomitoporus lindbladii* — южнобореальный гигрофильный вид, *D. crustulinus* — северобореальный гигрофильный вид, эврибионтный на хвойных *D. flavescens*, при вероятном развитии на березе, судя по матричным критериям, также может выступать в качестве гигрофила (возможно, на горелых торфяниках). Траметоидный *Pycnoporus cinnabarinus*, чаще встречающийся на севере Западной Сибири, весьма характерен для горелой березовой древесины.

Piloporia sajanensis является гигрофильным грибом, обычно развивающимся на поздних стадиях гниения древесины хвойных пород и старых базидиомах р. *Trichaptum* [Бондарцева, 1998]. Этим определяется его положение в матрице,

Матричный блок сем. Chaetorellaceae (NM)

Таблица 21

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
(2)	(2)	1	2	3	4	5	(4)
1		<i>Antrodiella semisupina</i>	<i>Antrodiella onychoides</i>				
2	<i>Antrodiella onychoides</i>	<i>Antrodiella americana</i> <i>A. foliaceodentata</i> <i>A. hoehneltii</i> <i>A. romellii</i>	<i>Antrodiella cirinella</i> <i>A. incrastans</i> <i>Diplomitoporus lindbladii</i>	<i>Antrodiella americana</i> <i>A. foliaceodentata</i> <i>A. hoehneltii</i> <i>A. romellii</i>			
3		<i>Antrodiella americana</i> <i>A. foliaceodentata</i> <i>A. hoehneltii</i> <i>A. romellii</i>	<i>Schizopora paradoxa</i>	<i>Diplomitoporus crustulinus</i> <i>Piloporia sajanensis</i> <i>Skeletocutis lilacina</i>	<i>Schizopora flavipora</i>		
4			<i>Schizopora radula</i> <i>Skeletocutis nivea</i>	<i>Skeletocutis amorpha</i> <i>Skeletocutis odora</i>	<i>Diplomitoporus flavescens</i> <i>Рычопорус cinnabarinus</i> <i>S. carneogrisea</i> <i>S. stellae</i>	<i>Skeletocutis ochroalba</i>	
5			<i>Schizopora flavipora</i>	<i>Skeletocutis subincarnata</i>		—	—
(4)				<i>Skeletocutis ochroalba</i>		—	

в ее проекции он накладывается на р. *Datronia* Donk, в составе которого до недавнего времени рассматривался.

Род *Antrodiella* в целом характеризуется как гигрофильно-мезофильный. Только сравнительно обычный на березе *A. semisupina* может рассматриваться как эврибионт, избегающий, однако, экстремальных условий. Очень близкий к нему *A. faginea*, будучи связан с термофильным на березе *Fomitiporia punctata*, вероятно, также является на ней термофильным видом. Виды *Antrodiella faginea*-комплекса, образующего «веер экоморф» [Змитрович, Спирин, 2005] на отрезке *A. faginea* — *A. rommelii*, могут быть близки к протоэкотипу рода. Однако активная дивергенция комплекса свидетельствует, скорее, о его молодости, как и его ассоциация с листовыми породами, поэтому в качестве протоэкотипа рода более вероятен редкий на березе, характерный для хвойных примитивный димитический гигрофил *A. citrinella*.

И.В. Змитрович [2001] выводит р. *Diplomitoporus* и, далее, *Antrodiella* из *Trameteae*, что вполне соответствует экологической связности этих грибов в матрице. Род *Skeletocutis* этот автор рассматривает в составе мерулоидных грибов. В систематике есть основания сближать *Skeletocutis lenis* (syn.: *Amyloporia lenis*, *Physisporus lenis*, *Diplomitoporus lenis*) с *Antrodiella hoehnelii* и *A. foliaceo-dentata* [Spirin, Zmitrovich, 2003] в рамках р. *Antrodiella*. В этой связи показательно матричное положение *Skeletocutis lenis*, смежное с видами указанной родовой синонимии (*Amyloporia xantha*, *A. crassa*, *Physisporinus lindbladii*, *Ph. vitreus* и др.). На березе р. *Skeletocutis* в принятом его составе охватывает спектр от термофильных грибов (близкий к мезофилам *S. nivea*) к умеренно эврибионтным (*S. amorphia*) до гигрофильных с умеренной психротолерантностью (*S. carneogrisea*). Большинство видов рода — семикортикальные гигрофилы: наибольшая плотность видов в ячейке 3 : 4 (усыхающие и распадающиеся влажные леса и редколесья).

Эволюционно продвинутое сем. *Steccherinaceae* NM насчитывает до 15 скоординированных в матрице видов макромицетов (табл. 22). Оно образует единый связный блок, примыкающий к блоку предыдущего семейства преимущественно в области транскортикальных грибов как первичных, осваивающих заболонную древесину (*Trichaptum*), так и вторичных веточно-вершинных, развивающихся на валежнике (*Steccherinum*). В качестве первичного веточного семикортикального вида в блок входит *Irpex lacteus*. Блок ординируется в ряд от транскортикальных до семикортикальных грибов (по родам): *Trichaptum bifforme* (2), *T. abietinum* (3), *T. laricinum* (3), *T. fusco-violaceum* (4), *T. subchartaceum* (4); *Steccherinum murashkinskyi* (3), *S. ochraceum* (4), *S. adustum* (4), *S. narymicum* (4), *S. robustius* (4); *Junghuhnia semisupiniforme* (3), *J. pseudozillingiana* (5); *Irpex lacteus* (6); *Cystostereum murraili* (6). Пороидный р. *Junghuhnia*, внутри которого уже наблюдается переход к шиповатой форме гименофора, часто рассматривается в составе крупного р. *Steccherinum*, изначально включавшего в себя только виды с гидноидным гименофором.

В плане гидротермической валентности наиболее типичными эврибионтами являются *Irpex lacteus* и *Trichaptum fuscoviolaceum*; отнесенные к этому же классу *T. bifforme*, *Steccherinum ochraceum*, *Cystostereum murraili*, имея широкое распространение, обладают некоторой термофильностью. Ассоциированный с

Матричный блок сем. *Steccherinaceae* (NM)

Таблица 22

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесье	Усыхающий лес	Распадающееся редколесье	Распадающийся лес	(Распадающееся редколесье)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Steccherinum adustum</i> <i>Trichaptum subchartaceum</i>				
1		<i>Trichaptum biforme</i>	<i>Trichaptum abietinum</i> <i>T. laricinum</i>	<i>Steccherinum narymicum</i> <i>S. robustius</i>			
2	<i>Steccherinum adustum</i> <i>Trichaptum subchartaceum</i>	<i>Jungghuhnia semisupiniforme</i> , <i>Steccherinum murrishii</i>	<i>Steccherinum ochraceum</i> <i>Trichaptum fuscivolvaceum</i>	—	<i>Irpex oreophilus</i>		
3		<i>Steccherinum narymicum</i> <i>S. robustius</i>	<i>Jungghuhnia pseudozillingiana</i> <i>Irpex lacteus</i>	<i>Cyclostereum murrishii</i> <i>Irpex lacteus</i>	—	—	
4			<i>Irpex oreophilus</i>	—	—	—	—
5				—	—	—	
(4)					—		

елью *Trichaptum abietinum* и характерный для наиболее распространенной на севере лиственницы *T. laricinum* координированы в качестве психротолерантных гигрофилов. Большинство рассматриваемых представителей родов *Junghunia* и *Steccherinum* относится к термофильно-мезофильным грибам, из них на березе обычен только *S. murashkinskyi* (в Азии). В целом к исходному экотипу семейства, возможно, близок р. *Trichaptum*, в состав которого входят характерные для хвойных виды с различными вариациями шиповатой формы гименофора. И.В. Змитрович [2001] выводит его из *Trameteae*, с которыми *Trichaptum* смыкается в матрице. Однако из-за активной современной дивергенции рода *Trichaptum* (как, впрочем, и родов *Junghunia* и *Steccherinum*) его исходный статус в сем. *Steccherinaceae* сомнителен.

Сем. **Bjerkanderaceae** NM (табл. 23), сочетающее в себе примитивные и эволюционно продвинутые формы, насчитывает в консорции свыше 20 видов макромицетов, очень разных по своей экологии и образующих связный матричный блок, охватывающий весь диапазон от раневых до транскортикальных грибов (преимущественно близких к гидротермическим мезофилам). По мере нарастания раневых свойств образуется ряд: *Hapalopilus rutilans* (2), *Ischnoderma resinosum* (3), *I. benzoinum* (4), *I. scaurum* (4), *Spongipellis delectans* (4), *S. spumeus* (4), *Tyromyces kmetii* (5), *Loweomyces winnei* (6), *Abortiporus biennis* (6), *Tyromyces fissilis* (6), *T. alborubescens* (6), *T. galactinus* (7), *Loweomyces fractipes* (8), *Bjerkandera fumosa* (8), *B. adusta* (9), *Ceriporiopsis gilvescens* (8), *C. resinascens* (9), *Tyromyces chioneus* (8), *T. fumidiceps* (9).

Большинство представителей семейства отнесено к стадийно вторичным грибам, включая виды, развивающиеся в контакте с почвой. В качестве первичных ординированы *Tyromyces kmetii*, *Hapalopilus rutilans* и *Ischnoderma resinosum*, хотя и некоторые другие виды, например *Bjerkandera adusta*, *B. fumosa*, *Tyromyces chioneus*, тоже обычны на первых стадиях разложения древесины. *Ischnoderma resinosum* целесообразно рассматривать среди первичных веточных грибов не только в силу особенностей экологии и матричной логики, но и в силу того, что есть основания причислить р. *Ischnoderma* к траметоидным грибам [Zmitrovich, 2001], большинство из которых характерно для ранних стадий ксилолиза. Большинство видов семейства характерно для стволовой и погруженной в почву древесины, что, очевидно, соответствует исходному его экотипу. Следует заметить, что виды р. *Bjerkandera*, рассматриваемые по матричным критериям в качестве стволовых, с не меньшим основанием можно относить и к периферийным, тем более, что соответствующие им супротивные ячейки в слое периферийных грибов заняты малочисленными на березе видами, свойственными для других пород.

В плане гидротермической валентности большинство видов семейства являются неморальными мезофилами или близкими к ним гигрофилами. Психротолерантным гигрофилом является *Ceriporiopsis resinascens*, отмеченный на березе в Гренландии и на Ямале [Knudsen et al., 1993; Мухин, 1993], ту или иную степень гигрофильности проявляют все представители этого рода. На фоне прочих сильно уклоняется раневый *Bjerkandera adusta* — ксеротолерантный, близкий к эврибионтам вид, впрочем, не имеющий четкого гиауса с мезо-

Таблица 23

Матричный блок сем. Bjerkanderaceae (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Fistulina hepatica</i> ...				
1		<i>Piptoporus betulinus</i>	—	<i>Hapalopilus croceus</i> <i>Ischnoderma scaurum</i> <i>I. trogii</i> <i>Spongipellis spumeus</i>			
2	<i>Fistulina hepatica</i> <i>Spongipellis delectans</i>	<i>Ischnoderma resinum</i> <i>Laetiporus sulphureus</i> <i>Laricifomes officinalis</i>	<i>Ischnoderma benzoinum</i> <i>Hapalopilus rutilans</i>	<i>Leptoporus mollis</i> <i>Pycnoporellus alboluteus</i>	<i>Abortiporus biennis</i> <i>Loweomyces wynnei</i> <i>Spongipellis pachyodon</i> <i>Tyromyces alborubescens</i> <i>T. fissilis</i>		
3		<i>Hapalopilus croceus</i> <i>Ischnoderma scaurum</i> <i>I. trogii</i> <i>S. spumeus</i>	<i>Climacodon septentrionalis</i> <i>Hapalopilus taxii</i> <i>Phaeolus schweinitzii</i>	<i>Climacosystis borealis</i> <i>Pycnoporellus fulgens</i>	<i>Ceriporiopsis aneirina</i> <i>Tyromyces galactinus</i> <i>Tyromyces kmetii</i>	<i>Bjerkandera fumosa</i> <i>Ceriporiopsis gibescens</i> <i>Loweomyces fractipes</i> <i>Porostereum spadiceum</i>	
4			<i>Abortiporus biennis</i> <i>Loweomyces wynnei</i> <i>Spongipellis pachyodon</i> <i>Tyromyces alborubescens</i> <i>T. fissilis</i>	<i>Climacodon pulcherrimus</i>	<i>Merulius taxicola</i> <i>Tyromyces chioneus</i>	<i>Ceraceomerulius alborubescens</i> <i>Ceriporiopsis resinacens</i> <i>Tyromyces fumidiceps</i>	—
5				<i>Bjerkandera fumosa</i> <i>Ceriporiopsis gibescens</i> <i>Loweomyces fractipes</i> <i>Porostereum spadiceum</i>	<i>Bjerkandera adusta</i>	<i>Ceraceomerulius serpens</i>	
(4)					—		

фильным *B. fumosa*. К типичным эврибионтам относятся обычные на березе *Tyromyces chioneus* и *Hapalopilus rutilans*.

В силу значительной «рассеянности» семейства по матрице и его морфо-экологической многоликости, спорности ряда таксонов [Бондарцева, 1998; Zmitrovich et al., 2006] его экотип выделить достаточно сложно. В качестве такового можно принять один из мезофильных грибов из ячейки 2 : 4, включающей наибольшее число видов семейства. Вероятнее всего, это весьма полиморфный *Abortiporus biennis*, который в силу обитания как на лиственных, так и на хвойных породах, а также на погруженных в почву древесных остатках, может рассматриваться и в качестве протоэкотипа семейства. Последнее согласуется и с данными филогенетических исследований [Змитрович, 2001].

Примечательно, что таксоны, выделяемые в недавних работах по дифференциации во многом искусственного рода *Tyromyces* NM, оказываются экологически связными в матрице, например, *T. fumidiceps*, *T. galactinus* и *T. kmetii*, объединяемые р. *Leptoporellus* Spirin [Spirin, 2001]. Смежные ячейки занимают выделяемые из родов *Tyromyces* и *Abortiporus* в р. *Lowemyces* Jülich [Kotiranta, Penzina, 2001] виды *L. wynnei* и *L. fractipes*. Показательна матричная близость *Hapalopilus rutilans* и *Leptoporus mollis*, имеющих не только физиономическую, но, очевидно, и таксономическую близость вплоть до уровня подсемейства [Змитрович, 2001]. *Lowemyces fractipes*, который Р.Л. Гилбертсон и Л. Риварден [Gilbertson, Ryvar-den, 1986] считали возможным включить в р. *Spongipellis*, при проецировании матрицы налагается на ячейки этого рода. *Ceriporia resinascens*, который И.В. Змитрович и В.А. Спирин [2002] предполагали отнести к р. *Cylindrobasi-dium*, также оказывается экологически связным с *C. evolvens* в проекции матрицы.

По матричному положению близкими к исходному экотипу семейства логично было бы считать слабо специализированные формы р. *Loweomyces*, развивающиеся на гнилой древесине лиственных, хвойных пород и в подстилке. Однако *L. winnei* обладает усложненным типом гифальной системы, что может свидетельствовать о вторичности его экотипа в рамках семейства. В целом же матричный анализ показывает сравнительно слабую в отношении субстрата экологическую специфику по преимуществу мезофильного сем. *Bjerkandera-ceae* (NM), которая хорошо просматривается только на уровне отдельных родов. Это может быть связано с диаметрально противоположными транскортикальным и раневым направлениями эволюции семейства от исходной семикортикальной формы.

В системе ABDF-8 почти все рассмотренные виды пор. *Hyphodermatales* (NM) отнесены к пор. *Poriales* (сем. *Poriaceae*); к пор. *Stereales* (сем. *Steccherinaceae*) отнесены роды *Steccherinum* и *Irpex*. Сем. *Poriaceae* очень велико по объему и связный блок его самых разных по экологии видов перекрывает практически всю матрицу, что в принципе не противоречит единству семейства и позволяет проследить в нем некоторые эколого-филогенетические линии.

В системе ABDF-9 рассмотренные грибы также разносятся по двум порядкам: *Hynenochaetales* с сем. *Schizoporaceae* (*Schizopora*, *Trichaptum*) и *Polyporales* с семействами *Cystostereaceae* (*Cystostereum*), *Hapalopilaceae* (*Aurantiporus*, *Bjerkandera*, *Ceriporia*, *Hapalopilus*, *Ischnoderma*, *Leptoporus*, *Spongipellis*), *Meripilaceae* (*Abortiporus*), *Polyporaceae* (*Loweomyces*, *Piloporia*, *Skeletocutis*), *Steccherinaceae*

(*Antrodiella*, *Irpex*, *Junghunia*, *Steccherinum*). Это также создает объяснимую в экологическом плане картину с рядом показательных сопоставлений.

В системе И.В. Змитровича роды *Abortiporus*, *Bjerkandera*, *Hapalopilus*, *Leptoporus*, *Spongipellis*, *Tyromyces* вместе с *Climacodon* и *Climacocystis* отнесены к сем. Scutigeraceae пор. Scutigerales. В рамках этого же порядка им выделены сем. Phaeolaceae (*Laetiporus*, *Phaeolus*, *Pycnoporellus*), Mucronoporaceae (*Inonotus* s.l., *Phellinus* s.l., *Inonotopsis*, *Oxyporus*, *Rigidoporus*, *Physisporinus*). Если исходить из этой схемы, дихотомия семейств Scutigeraceae и Mucronoporaceae могла определяться специализацией грибов по отношению к качеству разлагаемых лигно-целлюлоз. Возможно, исходный экотип сем. Mucronoporaceae был связан с наиболее стойкими элементами подстилки, в частности с корой деревьев, что позволило многим его представителям (*Phellinus* s.l., *Inonotus* s.l.) перейти к эпифитному развитию, а в дальнейшем через мертвые сучки — к разложению стойкой ядровой древесины и, преодолевая защитные механизмы живого дерева, эволюционировать до паразитизма в центральных ядровых гнилях ствола. Среди Scutigeraceae столь выраженных ядровых паразитов нет, его паразитические виды близки к так называемым раневым паразитам, развиваются более локально в корнях и нижней части ствола, вызывая смешанную заболонно-ядровую гниль. Однако представляется, что подобная дихотомия выглядит естественной только на очень ранних гумусово-подстилочных этапах развития данного филума, а в качестве собственно ксилотрофных грибов эти семейства эволюционировали раздельно.

В более поздней работе И.В. Змитрович с соавторами [Zmitrovich et al., 2006] относит большинство рассмотренных выше видов семейства Bjerkanderaeae NM и других тиромицетоидных грибов к пор. Phanerochaetales, а внутри него — к сем. Faerberiaceae (*Climacocystis*), Fistulinaceae (*Aurantiporus*, *Fistulina*, *Grifola*, *Hapalopilus*, *Loweomyces*, *Raduloporus*, *Sarcodontia* ≈ *Spongipellis*), Laetiporaceae (*Laetiporus*, *Phaeolus*, *Pycnoporellus*), Phanerochaetaceae (*Byssomerulius*, *Climacodon*, *Leptoporus*, *Porostereum*, *Gloeoporus* с частичным поглощением последним *Ceriporia*, *Ceriporiopsis* и *Meruliopsis*, а также *Ceraceomerulius*).

Афиллофороидные макромицеты пор. **Polyporales** (NM) в матрице представлены видами сем. Polyporaceae — *Dichomitus campestris* и *D. squalens*, образующими при ее проецировании связанное множество. Первый специализирован на разложении отмерших в кроне ветвей неморальных лиственных пород и закономерно координируется в качестве мезофила в слое первичных веточных грибов. Второй характерен для сосны и является на ней типичным раневым видом, вызывающим активное гниение древесины; часто встречается на гнях. На березе *D. squalens* указывается Пилатом [Pilát, 1936] для Сибири, где вид наиболее обычен [Бондарцева, 1998]. Как и многие другие характерные для хвойных трутовики, вид, очевидно, может развиваться на горелой древесине лиственных во влажных условиях. В матрице он весьма логично координируется в слое первичных стволовых грибов в качестве раневого гигрофильного вида, примыкая к физиономически близким грибам родов *Postia* и *Oligoporus*, а со стороны первичных стволовых грибов к подобным по экологии видам родов *Trametes* и *Diplomitoporus*.

В системе ABDF-8 сем. Polyporaceae находится в составе крупного порядка Poriales. В таком понимании место *Dichomitius squalens* в матрице среди прочих представителей порядка (*Trametes*, *Diplomitoporus*, *Perenniporia*) вполне закономерно, однако сем. Polyporaceae, представленное в консорции тремя экологически совершенно разными видами (*Dichomitius squalens*, *D. campestris* и *Piptoporus betulinus*), оказывается разобленным, что наводит на некоторые размышления. В системе ABDF-9 эти виды вошли в два семейства пор. Polyporales: Polyporaceae (*Dichomitius*) и Fomitopsidaceae (*Piptoporus*).

В системе И.В. Змитровича пор. Polyporales рассматривается также намного шире, чем в NM, и имеет некоторое сходство с системой ABDF-8. В сем. Polyporaceae помимо *Dichomitius* и *Piptoporus* им включены представленные в матрице *Poronidulus*, *Cerrena*, *Coriolopsis*, *Daedaleopsis*, *Fomes*, *Ischnoderma*, *Pycnoporus*, *Trametes*. В таком понимании семейство образует крупный компактный матричный блок, вполне соответствующий выведенной И.В. Змитровичем филогенетической линии *Dichomitius* → *Trametes* → *Daedaleopsis* → *Fomes*. Логичными в матрице выглядят линии *Trameteae* → *Diplomitoporus*, *Trameteae* → *Trichaptum*.

Макромицеты эволюционно продвинутого пор. **Coriolales** (NM) в консорции представлены 24 видами из сем. Coriolaceae и Fomitaceae, образующими в матрице связный компактный блок (табл. 24). Большинство видов порядка — первичные стволовые. *Cerrena unicolor*, образующий многолетние базидиомы, сохраняется до поздних стадий разрушения древесины, а представители родов *Poronidulus*, *Datronia*, *Daedaleopsis* типичны для ветвей и вершин деревьев. По отношению к состоянию субстрата виды порядка образуют непрерывный ряд от транскортикальных до специализированных раневых грибов: *Fomes fomentarius* (2), *Daedaleopsis confragosa* (3–4), *D. septentrionalis* (4), *D. tricolor* (5), *Poronidulus conchifer* (4), *Trametes ljubarskyi* (5), *T. suaveolens* (5), *Datronia mollis* (5), *D. scutellata* (5), *D. stereoides* (6), *Trametes cervina* (6), *T. hirsuta* (6), *Pycnoporus cinnabarinus* (7), *Coriolopsis trogii* (7), *Trametes tephroleuca* (7), *Trametes pubescens* (8), *T. ochracea* (8), *Cerrena unicolor* (8), *Lenzites betulina* (9), *Trametes gibbosa* (9), *T. velutina* (9), *T. versicolor* (10).

Редкий на березе *T. ljubarskyi* (syn.: *Haploporus ljubarskyi*) занимает крайнее положение в матричном блоке р. *Trametes*, что увязывается не только с его экологическими особенностями, но и с возможной близостью вида к переннипориевым грибам. Некоторые виды семейства (*Trametes pubescens*, *T. cervina*) свойственны горелой древесине, особенно характерен в этом плане иногда сближаемый с траметоидными грибами *Pycnoporus cinnabarinus*.

В плане гидротермической валентности порядок охватывает весь экологический спектр, включая гигрофилы (*Trametes suaveolens*, *T. velutina* и др.), эврибионты (*Fomes fomentarius*, *Cerrena unicolor*, *Trametes ochracea*, *T. versicolor*), а также виды, близкие к эврибионтам (с некоторой степенью термофильности: *Datronia stereoides*, *Daedaleopsis septentrionalis*, *Trametes hirsuta*; с некоторой степенью гигрофильности: *Trametes pubescens*, *T. cervina*, *Daedaleopsis confragosa*), термофильных (*Daedaleopsis tricolor*, *Datronia mollis*, *Coriolopsis trogii*, *Lenzites betulina*, *Trametes gibbosa*, *T. tephroleuca*, *T. ljubarskyi*) и мезофильных грибов (*Poronidulus conchifer*, *Hexagonia nitida*, *Trametes villosa*).

Таблица 24

Матричный блок пор. Cortiolales (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Hexagonia nitida</i>				
1		<i>Fomes fomentarius</i>	<i>Daedaleopsis confragosa</i> <i>f. bulliardii</i> <i>Diplomitoporus lindbladii</i>	<i>Poronidulus conchifer</i>			
2	<i>Hexagonia nitida</i>	<i>Daedaleopsis septentrionalis</i> <i>Ischnoderma resinotum</i>	<i>Daedaleopsis confragosa</i> <i>D. confragosa f. rubescens</i> <i>Ischnoderma benzoinum</i>	<i>Datronia scutellata</i> <i>Diplomitoporus crustulinus</i> <i>Trametes suaveolens</i>	—		
3		<i>Poronidulus conchifer</i>	<i>Daedaleopsis tricolor</i> <i>Datronia mollis</i> <i>Trametes ljubarskyi</i>	<i>Datronia stereoides</i> <i>Trametes cervina</i> <i>T. hirsuta</i>	<i>Diplomitoporus flavescens</i> <i>Pycnoporus cinnabarinus</i>	<i>Coriolopsis gallica</i> <i>Trametes villosa</i>	
4			—	<i>Coriolopsis trogii</i> <i>Trametes tephroleuca</i>	<i>Cerrena unicolor</i> <i>Trametes ochracea</i> <i>T. pubescens</i>	<i>Trametes velutina</i>	<i>Lenzites acuta</i> <i>L. warnieri</i>
5				<i>Coriolopsis gallica</i> <i>Trametes villosa</i>	<i>Lenzites betulina</i> <i>Trametes gibbosa</i>	<i>Trametes versicolor</i>	
(4)					<i>Lenzites acuta</i> <i>L. warnieri</i>		

В целом р. *Datronia* характеризуется как веточный с широким гидротермическим диапазоном, *Trametes* и *Cerrena* — раневые эврибионтные, *Lenzites* и *Coriolopsis* — раневые термофильно-мезофильные, *Daedaleopsis* — транскортикальный эврибионтный, *Poronidulus* и *Hexagonia* — транскортикальные мезофильные. Центральное положение в матричной структуре данного семейства занимают слабоспециализированные в отношении жизненного состояния субстрата эврибионты, среди которых следует особо выделить довольно редкий на березе и почти отсутствующий в северо-западной Евразии *Trametes cervina*. От него закономерно выводятся все линии, очевидно, обусловленные бурной дивергенцией рода в условиях умеренной зоны голоцена. Обращает на себя внимание компактный матричный блок представителей родов *Cerrena*, *Coriolopsis*, *Datronia*, объединяемых И.В. Змитровичем [Zmitrovich, 2001] в род *Cerrena* Gray, а также блок родов *Daedaleopsis* и *Ischnoderma*, объединяемых этим автором в р. *Ischnoderma* P. Karst. (он рассматривается здесь в составе другого порядка).

Сем. Fomitaceae, сообщающееся в матрице с Coriolaceae, представлено наиболее свойственным березе видом *Fomes fomentarius*. Это самый типичный транскортикальный стволовой первичный эврибионт, разрушающий основную массу березовой древесины. Таксономически наиболее близкий к нему *Hexagonia nitida* координируется в смежной ячейке матрицы.

К исходному экотипу порядка на видовом уровне, очевидно, близок *Trametes cervina*. Этот димитический, примитивный по строению базидиомы траметоид, распространенный вплоть до западно-сибирского Заполярья и Якутии, встречающийся на многих древесных породах, как лиственных, так и хвойных (*Larix*), характеризуется как довольно активный дереворазрушитель [Бондарцев, 1953]. Однако, по наблюдениям автора, вид может развиваться и на гнилой древесине, в частности четырежды (из 17 случаев обнаружения на березе) отмечался на пораженном *Inonotus obliquus* березовом отпаде. На горелых торфяниках его относительная численность в консорции березы может достигать 5–10 %. Возможно, *Trametes cervina* является реликтовым связующим звеном между сем. Coriolaceae и филогенетически близкими к нему таксонами. При матричном проецировании системы И.В. Змитровича [2001], выводящего роды *Trichaptum* и *Irpex* из Trameteae, *Trametes cervina* (иногда образующий ирпексовидный гименофор) оказывается в едином блоке с представителями этих родов. Показательна и его матричная связность с *Dichomitus squalens*.

В системе ABDF-8 все рассмотренные виды пор. Coriolales NM отнесены к обширному сем. Poriaceae пор. Poriales, что никак не нарушает матричного единства этих видов. В системе ABDF-9 эти грибы вошли в пор. Polyporales (сем. Polyporaceae, включающее помимо них *Dichomitus*, *Psycnoporus*, *Perenniporia* и др.). В системе И.В. Змитровича рассматриваемая группировка Coriolales (NM) составляет большую часть сем. Polyporaceae пор. Polyporales и позволяет по матричным каналам подойти к ее возможному протоэкотипу, очевидно, близкому к *Dichomitus squalens*. Включение в это семейство р. *Ischnoderma* [Zmitrovich, 2001] вполне соответствует логике матрицы.

Макромицеты пор. **Fomitopsidales** (NM) насчитывают в матрице более 50 видов сем. Phaeolaceae и Fomitopsidaceae, образующих в ней единый связный

блок. Он охватывает почти все пространство матричной проекции, что не позволяет дать однозначной экологической интерпретации этой группы грибов на уровне порядка. Можно отметить, что в его составе преобладают вторичные разрушители хвойной древесины, а наибольшая матричная плотность смещена в область семи- и некортикальных грибов.

На уровне сем. **Phaeolaceae** (табл. 25), также образующего связный блок, отмечается слабая представленность строго мезофильных видов, что может быть следствием эволюции семейства в ассоциации с хвойными, распространенными в наименее благоприятных лесорастительных условиях. Напротив, доля в семействе гигрофильных видов, а также близких к гигрофилам гидротермических эврибионтов сравнительно велика, что показывает современный таежный экотип семейства. Наиболее типичные феоловые виды (*Pycnoporellus fulgens*, *P. abboluteus*, особенно *Phaeolus schweinitzii*, *Laetiporus sulphureus*) имеют почти космополитное распространение, но даже наиболее эврибионтные из них крайнего севера лесной зоны не достигают, в Западной Сибири они наибо-

Таблица 25

Матричный блок сем. Phaeolaceae (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			—				
1		—	<i>Amylocystis lapponica</i>	—			
2	—	<i>Laetiporus sulphureus</i>	<i>Oligoporus sericeomollis</i>	<i>Leptoporus mollis</i> <i>Oligoporus rennyi</i> <i>Parmastomyces mollissimus</i> <i>Pycnoporellus alboluteus</i>	—		
3		—	<i>Oligoporus stipticus</i> <i>Phaeolus schweinitzii</i>	<i>Oligoporus balsameus</i> <i>Postia hibernica</i> <i>Pycnoporellus fulgens</i>	<i>Oligoporus ptychogaster</i> <i>Postia fragilis</i> <i>P. undosa</i>	<i>Pilatoporus iberica</i> <i>P. spraguei</i>	
4			—	<i>Osteina obducta</i> <i>Postia lactea</i> <i>P. lateritia</i>	<i>Oligoporus floriformis</i> <i>Postia leucomallella</i> <i>P. tephroleuca</i>	<i>Postia caesia</i> <i>P. persicina</i> <i>P. placenta</i>	<i>Pilatoporus epileucinus</i>
5				<i>Pilatoporus iberica</i> <i>P. spraguei</i>	<i>Postia alni</i>	<i>P. subcaesia</i>	
(4)					<i>Pilatoporus epileucinus</i>		

лее многочисленны в южной тайге. Эти виды ординируются в качестве транскортикальных, нередко возбудителей корневых и комлевых гнилей живых деревьев, или сукцессоров более типичных транскортикалов, что показывает, скорее, вторичность транскортикальных свойств феоловых грибов.

По нарастанию раневых свойств виды семейства образуют сплошной ряд, перекрывающие весь спектр жизненного состояния субстратов: *Laetiporus sulphureus* (3), *Amylocystis lapponica* (3), *Phaeolus schweinitzii* (5), *Leptoporus mollis* (5), *Parmastomyces mollissimus* (5), *Oligoporus stipticus* (5), *Рыснопореллус албoluteus* (5), *P. fulgens* (6), *Oligoporus sericeomollis* (5), *Oligoporus balsameus* (8), *O. ptychogaster* (7), *Postia undosa* (7), *P. fragilis* (7), *P. lactea* (7), *P. tephroleuca* (8), *Osteina obducta* (7), *Pilatoporus epileucinus* (8), *Oligoporus floriformis* (8), *Postia leucomallella* (8), *P. caesia* (9), *P. alni* (9), *P. subcaesia* (10). Заметим, что *P. subcaesia*, который принято считать синонимом *P. alni*, рассматривается в качестве отдельного вида, закономерно заполняющего соответствующую ячейку матрицы. Это можно обосновать тем, что *P. alni* характеризуется южным распространением и вызывает деструктивную гниль, в то время как *P. subcaesia* (syn.: *Tyromyces subcaesius* David), по нашим наблюдениям, вызывает коррозионную гниль, развивается на порубочных пнях, образует более крупные базидиомы и встречается вплоть до северной тайги.

К исходному экотипу семейства может быть близок гигрофильный, свойственный хвойным, но отмеченный и на лиственных *Parmastomyces mollissimus*, о примитивности которого может свидетельствовать и его систематическая обособленность. Вид этот характерен для гнилой древесины, способен переходить на подстилку, обитать на корке, иногда в основании ствола растущих деревьев, при сильных повреждениях вызывая в них ядрово-заболонные гнили. Подобными свойствами обладает смежный с ним в матрице *Oligoporus sericeomollis* — обычный в Сибири и на Урале возбудитель напенных гнилей кедра [Картавенко, 1955; Арефьев, 1991], проникающий в растущее дерево из подстилки через ожоги или вслед за корневой губкой (*Heterobasidion annosum* s. l.). Аналогичными по экологии факультативными ядровыми паразитами сосны кедровой сибирской, часто сопутствующими *Oligoporus sericeomollis* и *Parmastomyces mollissimus*, являются *Coniophora puteana* (Schum.: Fr.) P. Karst. и *Serpula himantoides* (Fr.) P. Karst. [Арефьев, 1989–1991, 1993, 2001г]. Приведенная последовательность родов соответствует филогении данной группы грибов по И.В. Змитровичу [2001]. Вероятно, предковые формы семейства были термофильными подстилочными грибами и первоначально развивались преимущественно на корке хвойных. В целом можно полагать, что изначально способные к развитию на корке формы грибов легче осваивают ядровую древесину и поэтому склонны к развитию в центральных хронических гнилях живых деревьев.

По некоторым показательным характеристикам в качестве протоэкотипа р. *Oligoporus* может рассматриваться и *O. ptychogaster* — гигрофильный вид, обитающий на сильно перегнившей (чаще сосновой) древесине и образующий как базидиальные, так и конидиальные спороношения.

Сем. **Fomitopsidaceae** образует перекрывающийся с блоком предыдущего семейства крупный рассеянный по матрице блок, который простирается от транскортикальной до раневой области (табл. 26). В его составе почти полно-

Таблица 26

Матричный блок сем. Fomitopsidacea (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			—				
1		<i>Fomitopsis pinicola</i> <i>Piptoporus betulinus</i>	<i>Antrodia sitchensis</i> <i>Fomitopsis rosea</i>	<i>Antrodia radiculosa</i> <i>Daedalea quercina</i>			
2	—	<i>Antrodia sordida</i> <i>Fomitopsis cajanderi</i> <i>Laricifomes officinalis</i>	<i>Antrodia crassa</i>	<i>Antrodia pulvinascens</i>	<i>Antrodia ramintacea</i> <i>Daedalea dickinsii</i>		
3		<i>Antrodia radiculosa</i> <i>Daedalea quercina</i>	<i>Antrodia albobrunnea</i>	<i>Antrodia xantha</i>	<i>Antrodia primavea</i>	<i>Antrodia variiformis</i> <i>Gloeophyllum trabeum</i>	
4			<i>Antrodia ramentacea</i> <i>Daedalea dickinsii</i>	<i>Antrodia macra</i> <i>A. sinuosa</i> <i>Gloeophyllum odoratum</i>	<i>Antrodia serialis</i> <i>Gloeophyllum protractum</i>	<i>Antrodia mellita</i> <i>Gloeophyllum sepiarium</i>	<i>Antrodia malicola</i>
5				<i>Antrodia variiformis</i> <i>Gloeophyllum trabeum</i>	<i>Antrodia heteromorpha</i> <i>Gloeophyllum abietinum</i>	<i>Antrodia albida</i>	
(4)					<i>Antrodia malicola</i>		

стью перекрывает матрицу р. *Antrodia*, экологическая специфика которого состоит в длительном разложении коры и поверхностных слоев древесины самых разных по происхождению субстратов, преимущественно хвойных, с развитием бурой гнили. Для представителей этого рода характерны распростертые и полураспростертые базидиомы; переход к шляпочным формам внутри рода может свидетельствовать о переходе от обитания на валежнике к заселению прямостоячих субстратов и к проникновению в более глубокие слои древесины. Примечательно, что это сопровождается изменением обычной трубчатой формы гименофора до неправильно трубчатой — дедалеевидной, иногда почти пластинчатой. Результат такого перехода, вероятно, является микроскопически очень близкий к *Antrodia* р. *Daedalea*, представители которого способны к раневому паразитизму на стойкой к разложению древесине дуба.

Только посредством двух этих родов соединяются в единый матричный блок другие роды семейства — транскортикальные *Fomitopsis*, *Piptoporus* и *Lari-*

cifomes, с одной стороны, и раневый *Gloeophyllum* — с другой. В этом плане внутри данного семейства также прослеживается закономерное изменение формы гименофора от трубчатого у транскортикальных видов к дедалеевидному у семикортикальных и пластинчатому у некоторых раневых видов, в частности у *Gloeophyllum sepiarium*. Примечательно, что форма гименофора (и базидиомы в целом) аналогична у раневых грибов р. *Lenzites*, накладывающегося на р. *Gloeophyllum* при проецировании матрицы. Однако отмеченная тенденция не универсальна: например, рассмотренные выше грибы р. *Daedaleopsis*, образующие пластинчатый гименофор и очень напоминающие *Lenzites*, имеют хорошо выраженные транскортикальные свойства.

К первичным грибам отнесен *Piptoporus betulinus*, имеющий в ксиломико-комплексе березы особый статус, как самый типичный вершинный вид, а также редкие на березе «стволовые» роды *Daedalea* и *Gloeophyllum*, хотя *G. odoratum* на хвойных характерен для поздних стадий сукцессии [Рипачек, 1967]. К условно вторичным стволовым грибам, растущим от довольно ранних до поздних стадий разложения древесины, отнесен *Fomitopsis pinicola*, а также единично отмечаемые на березе *F. cajanderi* и *F. rosea*. В эту же группу закономерно включается *Laricifomes officinalis*, вызывающий напенные прижизненные гнили на месте ожогов у некоторых хвойных (*Larix*, редко *Pinus*), но на березе, очевидно, имеющий нулевую встречаемость. Примечательно сходство этого гриба со спроецированным в смежную ячейку *Oligoporus stipticus*, в частности по консистенции базидиомы.

К вторичным периферийным грибам, разрушающим кору и заболонь, с некоторой условностью отнесены и представители р. *Antrodia*. Среди видов семейства весьма обычны гидротермические эврибионты: *Piptoporus betulinus*, *Fomitopsis pinicola*, *F. cajanderi*, *Gloeophyllum protractum*, *G. sepiarium*, *Antrodia serialis*, *A. xantha*; близки к ним в этом отношении ксеротолерантный *A. sinuosa*, ассоциированный с темнохвойными породами *Fomitopsis rosea* и ассоциированный с лиственницей *Laricifomes*. Очевидно, невысокой психротолерантностью характеризуются иногда рассматриваемые в рамках одного вида *Antrodia albida* и *A. heteromorpha*, что определяет их южный ареал в Западной Сибири и большой широтный диапазон в Европе и Северной Америке. Следует отметить близкий к этим видам европейский гигрофильный *A. mellita*, ассоциированный с осиной и, возможно, обитающий и на березе. В качестве гигрофилов рассматривается и ряд типично таежных видов *Antrodia*, а также развивающийся на березе во влажных горельниках *Gloeophyllum abietinum*. Ярко выраженным психроксеротолерантом является *G. sepiarium*, распространенный на березовых гарях в северной части лесной зоны вплоть до тундр; в силу этого ранее он рассматривался в матрице вместе с психрогигрофильными грибами, имеющими такое же зональное распространение. На хвойных этот вид встречается повсеместно, но в природе наиболее обычен на валежнике по размытым берегам сибирских рек вплоть до арктических побережий. В отличие от Phaeolaceae в Fomitopsidaceae значительна доля мезофильных видов, характерных для неморальных и субнеморальных лесов — *Gloeophyllum trabeum*, *Antrodia malicola*, *A. variiformis*, *Daedalea quercina*, *D. dickinsii* и др.

Вероятно, близок к исходному экотипу р. *Antrodia* термофильный *A. sinuosa*, характерный для многих хвойных, но встречающийся и на лиственных по-

родах, от этого вида в матрице можно вести все основные экоморфы р. *Antrodia*, а также роды *Daedalea* и *Gloeophyllum*. Однако морфоэкологическая связность *Antrodia* и *Gloeophyllum* вряд ли распространяется на филогенетический план: эти таксоны существенно разнятся микроскопически. Представители р. *Antrodia* часто развиваются на одном субстрате с видами р. *Gloeophyllum*, также характерными в основном для хвойных, но последние осваивают более глубокие слои валежной древесины, проникая в них по сердцевинным лучам и трещинам, их активность разрушения корки снижена [Рипачек, 1967]. Напротив, р. *Antrodia* характеризуется поверхностной локализацией на субстрате, что можно отнести к примитивным экологическим признакам наряду со сравнительно примитивным строением базидиом.

Если не ставить под сомнение монофилию Fomitopsidaceae NM, то, вероятно, транскортикальность р. *Fomitopsis* вторична (поскольку имеет другой механизм, связанный с энтомохорностью), как и обитание *F. pinicola* на лиственной, в частности на березовой, древесине. Семейство ассоциируется преимущественно с хвойной или ядровой лиственной древесиной, на этом фоне значительно выделяется р. *Piptoporus*. Нахождение в составе семейства таких массовых видов, как *Fomitopsis pinicola* и *Piptoporus betulinus*, составляющих ядро современной ксиломикобиоты умеренных лесов, демонстрирует высокий адаптивный потенциал некоторых линий семейства на современном этапе эволюции.

Таким образом, распределение таксонов пор. Fomitopsidales (NM) в экологической матрице ксиломикокомплекса не лишено эволюционно-филогенетической логики, но в ряде случаев она не достаточно очевидна, как и экологическая специфика таксонов надродового уровня. Это, опять же, не основание для ревизии порядка, но повод для размышлений.

В системе ABDF-8 рассмотренные выше виды пор. Fomitopsidales (NM) отнесены к пор. Poriales, большинство — к сем. Poriaceae, а *Pycnoporellus* — к сем. Phaeolaceae. Это не нарушает связности таксонов в экологической матрице и интегрирует их в еще более крупный эколого-таксономический блок с выходом на возможные протоэкотипы: скутигероидный (*Abortiporus*), болетоидный (*Parmastomyces*) или полипороидно-траметоидный (*Dichomitus*).

В системе ABDF-9 рассмотренные Fomitopsidales NM относятся к Polyporales, а в его составе большей частью к сем. Fomitopsidaceae (*Amylocystis*, *Daedalea*, *Fomitopsis*, *Parmastomyces*, *Piptoporus*, *Postia*), Meripilaceae (*Antrodia*) и Polyporaceae (*Laetiporus*, *Oligoporus*, *Osteina*, *Phaeolus*, *Pycnoporellus*). Отнесение родов *Antrodia* и *Daedalea* к разным семействам выглядит спорным.

В системе И.В. Змитровича рассматриваемые таксоны пор. Fomitopsidales (NM) отнесены к трем порядкам: 1) Scutigerales с семействами Scutigeraceae (*Leptoporus*, есть основания включать сюда же *Oligoporus* и *Osteina*) и Phaeolaceae (*Laetiporus*, *Phaeolus*, *Pycnoporellus*), образующий в экологической матрице «цепку» видов, сообщающуюся с прочими таксонами данного порядка (Scutigeraceae, Festulinaceae, Mucronoporiaceae); его вероятный протоэкотип — *Abortiporus biennis*; 2) Polyporales с семействами Polyporaceae (*Piptoporus*), Fomitopsidaceae (*Antrodia*, *Daedalea*, *Fomitopsis*, *Gloeophyllum*), образующий экологически связный блок видов, сообщающийся с введенными в состав порядка семейств-

вами Ganodermataceae и Steccherinaceae; его вероятный протоэкотип — *Dichomys squalens*; 3) Boletales с сем. Amylocorticaceae (*Parmastomyces*, *Postia*) образует экологически связанный матричный блок с вероятным протоэкотипом *Parmastomyces mollissimus*.

Макромицеты пор. **Perenniporiales** (NM) в матрице представлены более чем десятью видами сем. Perenniporiaceae, образующими компактный блок с центром в семикортикальной области (табл. 27). Транскортикальные свойства видов уменьшаются вместе с уменьшением отогнутой части базидиомы до ее полного исчезновения: *Haploporus suaveolens*, *Pyrofomes demidoffii*, *Perenniporia fraxinea*, *P. ochroleuca*, *Heterobasidion insulare*, *H. annosum* s. l., *Perenniporia ohiensis*, *P. medulla-panis*, *P. subacida*, *P. tenuis*, *P. narymica*. Обращает на себя внимание высокая доля паразитических видов (*Pyrofomes demidoffii*, *Haploporus suaveolens*, *Heterobasidion annosum* s. l., *Perenniporia fraxinea*, в некоторой степени *P. medulla-panis*).

Большинство видов, за исключением *Pyrofomes demidoffii*, *Haploporus suaveolens*, а также *Trametes ljubarskyi* (syn.: *Haloporus ljubarskyi* (Pilát) Bondartsev et Singer), рассматриваемого в составе данного матричного блока, в значительной мере связано с лесной подстилкой, валежником, поэтому, несмотря на высокую

Таблица 27

Матричный блок пор. Perenniporiales (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Pyrofomes demidoffii</i>				
1		—	—	<i>Heterobasidion insulare</i> <i>Perenniporia fraxinea</i> <i>P. ochroleuca</i>			
2	<i>Pyrofomes demidoffii</i>	<i>Haploporus suaveolens</i>	<i>Heterobasidion parviporum</i>	—	<i>Perenniporia medullapanis</i> <i>P. ohiensis</i>		
3		<i>Heterobasidion insulare</i> <i>Perenniporia fraxinea</i> <i>P. ochroleuca</i>	<i>Heterobasidion annosum</i> <i>Trametes ljubarskyi</i>	<i>Perenniporia subacida</i>	—	<i>Perenniporia tenuis</i>	
4			<i>Perenniporia medullapanis</i> <i>P. ohiensis</i>	<i>Perenniporia narymica</i>	—	—	—
5				<i>Perenniporia tenuis</i>		—	
(4)					—		

дереворазрушающую активность, известную, например, у р. *Perenniporia* [Бондарцев, 1953], они отнесены к вторичным стволовым грибам. Однако черты первичных в ксилолитической сукцессии грибов сохраняются даже у корневого паразита *Heterobasidion annosum* s. l., наиболее тесно связанного с почвой и подстилкой. Он не только является достаточно активным ксилотрофом, но и вызываемая им центральная гниль часто инкапсулируется и замещается типичными вторичными грибами, в частности *Oligoporus sericeomollis* [Арефьев, 1993].

В микологической литературе [Бондарцева, 1998; и др.] обычно указывается, что *Heterobasidion annosum* s. l. свойствен влажным лесам. С.Ф. Негруцкий [1973], давая в своей монографии биотопическую характеристику корневой губки, четкого суждения на этот счет не приводит; по его данным, скорее, можно сделать вывод о ее эврибионтности. В пользу этого свидетельствует обитание гриба в широком диапазоне типов леса, его распространение в лесах, произрастающих на месте заброшенных сельхозугодий. Вместе с тем более частую встречаемость базидиом корневой губки в южной части лесной зоны, что особенно характерно для случаев обнаружения гриба на березе [Стороженко, 2002; и др.], можно трактовать как признак его термофильности. Недавними исследованиями [Василяускас, Стенлид, 2000] выявлено, что березу поражает интерстерильная S-форма корневой губки, характерная для сосны — породы, приуроченной к наиболее сухим песчаным биотопам, а ель поражает Р-форма корневой губки. На базе этих форм были выделены два близких, но самостоятельных вида: *Heterobasidion annosum* s. str. и *H. parviporum*. Первый рассматривается в матрице как термофильный вид, второй — как близкий к гигрофилам эврибионт. В целом такая постановка соотносится с трактовкой *Heterobasidion annosum*-комплекса (*Heterobasidion annosum* s. l.) как гидротермически эврибионтного. Представляется, что гидротермическая валентность *H. annosum* s. l. во многом обусловлена его обитанием в лесной подстилке. Высыхание подстилки стимулирует проникновение гриба в корни деревьев как более влажную автономную среду, благоприятную для выживания. Вероятно, это же стимулирует довольно частое образование базидиом *H. annosum* в более засушливых южных районах европейской России. Базидиомы *H. parviporum* на темнохвойных в западно-сибирской тайге образуются очень редко.

Haploporus suaveolens чаще отмечается на живых, реже на отмерших стволах ив. Можно заметить, что в силу спринтерской жизненной стратегии ив и связанной с этим низкой биостойкости древесины в качестве стволовых паразитов на них нередко развиваются грибы, проявляющие на березе только сапротрофные свойства, в частности *Daedaleopsis confragosa* и *Fomitiporia punctata*. Очевидно, *Haploporus odoratus*, имея того же основного хозяина, близок к указанным видам по свойствам и может рассматриваться как наиболее специализированный по отношению к состоянию субстрата первичный умеренно термофильный вид, приближающийся к типичным стволовым паразитическим грибам.

К исходному экотипу пор. *Perenniporiales* по некоторым чертам экологии, возможно, близок *Heterobasidion annosum* s. l., вероятно, эволюционировавший к паразитизму вследствие перерождения микоризы. Не исключено, что способность корневой губки к существованию в лесной подстилке является атавистическим возвратом в среду, характерную для предковых форм порядка. По дан-

ным С.Ф. Негруцкого, субстратом питания гриба «...может служить не только древесина, но и кора, хвоя, ветки, находящиеся в лесной подстилке. Резкой грани в степени использования этих субстратов по существу нет...», что подтверждается данными экспериментов [1973, с. 36]. Таким образом, предковыми формами семейства могли быть микоризообразующие подстилочные грибы, использовавшие свежий хвойно-веточный опад. Или, напротив, к существованию на свежей хвое могли перейти первичные дереворазрушители из числа *Trameteae*. В последнем случае близким к протоэкотипу порядка может рассматриваться *Perenniporia tenuis* — широко распространенный, но малочисленный мезофильный димитический вид, обитающий на коре и в верхних слоях древесины, но способный обитать и в дуплах осины.

В системе ABDF-8 рассмотренные виды включены в пор. *Poriales*, сем. *Poriaceae*, образуя в экологической матрице вместе с другими многочисленными представителями семейства крупный целостный блок. В системе И.В. Змитровича они включены в пор. *Polyporales* в составе сем. *Fomitopsidaceae* вместе с родами *Antrodia*, *Daedalea*, *Fomitopsis*, *Gloeophyllum*, также образуя в проекции матрицы блок различных по экологии видов. Следуя этой логике и матричному положению видов, можно предположить, что эволюционная линия могла идти в направлении *Dichomitus* → *Perenniporia* → *Heterobasidion*.

Макромицеты пор. **Ganodermatales** (NM) представлены видами сем. *Ganodermataceae*: *Ganoderma australe*, *G. lipsiense*, *G. carnosum* и *G. lucidum*, *G. resinaceum*, *G. valesiacum*, смежными в матрице (табл. 28).

Таблица 28

Матричные блоки пор. *Ganodermatales* и **Hericiales* (NM)

№	(Редколесья)	Сомкнутый лес	Редколесья	Усыхающий лес	Распадающиеся редколесья	Распадающийся лес	(Распадающиеся редколесья)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>*Creolophus cirrchatus</i> <i>Ganoderma resinaceum</i> <i>G. australe</i>				
1		<i>Ganoderma carnosum</i>	<i>*Dentipellis fragilis</i> <i>Ganoderma valesiacum</i>	<i>*Hericium erinaceum</i>			
2	<i>*Creolophus cirrchatus</i> <i>Ganoderma resinaceum</i> <i>G. australe</i>	<i>Ganoderma lipsiense</i> <i>G. lucidum</i> <i>*Gloiodon strigosus</i>	—	<i>*Laurilia sulcata</i>	—		
3		<i>*Hericium erinaceum</i>	<i>*Laxitextum bicolor</i>	—	—	—	
4			—	—	—	—	—
5				—	—	—	
(4)					—		

Весьма вероятно, что первый вид является только формой *G. lipsiense*, определяемой особенностями роста базидиом в стабильных тропических условиях [Pilát, 1934; Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1998]. *Ganoderma lipsiense* и *G. lucidum*, характеризующиеся высоким температурным оптимумом ксилолиза [Рипачек, 1967] и развивающиеся до поздних его стадий на комле и корнях, отнесены к вторичным стволовым грибам. В составе *Ganoderma lucidum*-комплекса выделяется несколько видов [Ryvarden, Gilbertson, 1993; Бондарцева, 1998], среди которых первоначально известный только в Западной Европе *G. carnosum* отмечен в Западной Сибири на березе [Мухин, 1993].

То, что представители р. *Ganoderma* часто встречаются на крупных порубочных и буреломных пнях, давало основание считать их раневыми. Однако грибы эти не характерны для собственно раневых поверхностей, а сильное физиономическое сходство с такими транскортикальными грибами, как *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola*, позволяет отнести их именно к этой группе. В данной интерпретации порядка его исходный экотип, очевидно, был ближе к современным редким формам, таким как *Ganoderma lucidum*, наиболее тесно связанным с подстилкой и образующим снабженную ножкой базидиому.

В системе ABDF-8 статус данного таксона не меняется. В ABDF-9 и в системе И.В. Змитровича *Ganodermataceae* включены в порядок *Polyporales* на уровне семейства.

Макромицеты пор. **Hericiales** (см. табл. 28) в матрице представлены шестью видами из четырех семейств: *Auriscalpiaceae* (*Gloiodon strigosus*), *Echinodontiaceae* (*Laurilia sulcata*), *Gloeocystidiellaceae* (*Laxitextum bicolor*), *Hericiaceae* (*Creolophus cirrchatus*, *Dentipellis fragilis*, *Hericium erinaceum*). Последнее семейство, как и порядок в целом, образует экологически связанное множество видов в области транскортикальных и условно транскортикальных грибов, наиболее характерных для поздних стадий разложения древесины.

Laxitextum bicolor, скоординированный в слое первичных периферийных грибов, характерен для черемухи в поймах и западно-сибирских «колках», на березе чаще встречается на гарях. Близкий к нему по экоморфе и по матричному положению *Laurilia sulcata* свойствен хвойным, особенно лиственнице. Этот вид наиболее многочислен на севере Западной Сибири и в горно-таежных лесах [Давыдкина, 1980; Мухин, 1993], что дает основание относить его к психротолерантным в рамках данного ксиломикокомплекса грибам. К гигрофилам с невысоким уровнем психротолерантности отнесен *Dentipellis fragilis*, к умеренным термофилам — *Creolophus cirrchatus* (на березе встречается в подтаежной зоне Западной Сибири, на осине распространяется до Среднего Приобья) и *Gloiodon strigosus*, к мезофильным грибам — *Hericium erinaceum*.

В системах И.В. Змитровича и ABDF-8 таксономический статус рассматриваемых грибов в основном сохраняется. В системе ABDF-9 роды *Gloiodon* и *Laxitextum* сближены в составе сем. *Gloeocystidiellaceae*.

Макромицеты пор. **Hymenochaetales** (NM) в матрице насчитывают около 40 видов из семейств *Hymenochaetaceae*, *Inonotaceae* и *Phellinaceae* (табл. 29). Отдельные семейства, как и порядок в целом, образуют связанные компактные блоки в области транскортикально-паразитических грибов. Большинство стволо-

Таблица 29

Матричный блок пор. Hymenochaetales (NM)

№	(Редколесье)	Сомкнутый лес	Редколесье	Усыхающий лес	Распадающееся ред- колесье	Распадаю- щийся лес	(Распадаю- щееся ред- колесье)
	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Fomitiporia robusta</i> <i>Fuscoporia ferruginosa</i> ...				
1		<i>Phellinus laevigatus</i>	<i>Inonotus radiatus</i> <i>Onnia triquetra</i> <i>Phellinidium pouzari</i> <i>Phellinus igniarius</i> <i>Ph. lundellii</i> <i>Phellopilus nigrolimitatus</i>	<i>Fuscoporia ferrea</i> <i>Hydnochaete tabacinoides</i> <i>Hymenochaete rubiginosa</i> <i>Inonotus andersonii</i> <i>I. dryadeus</i> <i>I. hastifer</i> <i>I. hispidus</i> <i>I. nodulosus</i> <i>Phellinus everchartii</i> <i>Phellinus pilatii</i>			
2	<i>Fomitiporia robusta</i> <i>Fuscoporia ferruginosa</i> <i>Inonotus glomeratus</i>	<i>Fomitiporia punctata</i> <i>Inocutis rheades</i>	<i>Hymenochaete tabacina</i> → <i>Inonotus obliquus</i> <i>Onnia leporina</i> <i>Phellinidium ferrugineofuscum</i> <i>Phellinus nigricans</i>	<i>Inonotopsis subiculosa</i> <i>Onnia tomentosa</i> <i>Phellinidium sulphurascens</i> <i>Phylloporia ribis</i> <i>Porodaedalea conchata</i>	<i>Fuscoporia contigua</i> <i>Hymenochaete corrugata</i> <i>Phylloporia ampelina</i> <i>Porodaedalea gilva</i>		
3		<i>Fuscoporia ferrea</i> <i>Hydnochaete tabacinoides</i> <i>Hymenochaete rubiginosa</i> <i>Inonotus andersonii</i> <i>I. dryadeus</i> <i>I. hastifer</i> <i>I. hispidus</i> <i>I. nodulosus</i> <i>Phellinus everchartii</i> <i>Phellinus pilatii</i>	<i>Fuscoporia viticola</i> <i>Porodaedalea pini</i>	<i>Porodaedalea nimelaei</i>	<i>Porodaedalea chrysoloma</i>	—	
4			<i>Fuscoporia contigua</i> <i>Hymenochaete corrugata</i> <i>Phylloporia ampelina</i> <i>Porodaedalea gilva</i>	—	—	—	—
5				—	—	—	
(4)					—		

вых паразитов порядка (*Inocutis rheades*, *Inonotus obliquus*, *Phellinus igniarius* s. l., *Ph. everhartii*, *Fomitiporia robusta*, *Porodaedalea pini*, *P. chrysoloma*, *P. conchata*) отнесено к слою первичных видов. Несмотря на способность некоторых из них (*Phellinus igniarius* s. l.) длительно сохраняться на сильно перегнившей древесине после гибели дерева, эти грибы действительно не имеют предшественников при разрушении древесины живых деревьев.

Паразитирующие на корнях и в основании ствола *Inonotus dryadeus* и *Onnia leporina*, *Phellinidium sulphurascens*, а также прочие обитающие на погруженной древесине, валежнике: *Onnia*, *Phellinidium*, *Phellopilus*, *Inonotopsis* отнесены к стадийно вторичным стволовым грибам. Как типичные периферийно-веточные грибы березы охарактеризованы сапротрофные виды родов *Inonotus*, *Hymenochaete*. Для некоторых видов размерная специфика субстрата не столь четко выражена. Сапротрофные виды р. *Fuscoporia*, *Phellinus*, *Fomitiporia* органично вписались в слой стволовых грибов. Это, например, вполне соответствует особенностям слабого разрушителя древесины старого валежника *Fuscoporia ferruginosa*, но *Phellinus laevigatus*, *Ph. lundellii*, *Fomitiporia punctata* не в меньшей степени соответствуют и статусу веточных грибов, что делает возможным их «рокировку» в соответствующий слой при использовании матрицы в целях биоиндикации. Промежуточный в этом плане статус имеет и веточно-вершинный, способный к паразитизму на ослабленных деревьях *Inocutis rheades* — осиновый вид, изредка встречающийся на березе.

Столъ характерное для многих видов обитание на коре и ветвях (особенно *Hymenochaete tabacina*, *Inonotus hastifer*), очевидно, было принципиальным этапом в эволюции порядка, а столь же характерные для него паразитические виды, очевидно, переходили к существованию внутри ствола с пораженных ими отмирающих ветвей. По отношению к состоянию субстрата выстраивается ряд от наиболее типичных транскортикальных и паразитических (подчеркнуты) видов до семикортикальных: *Phellinus laevigatus* (2), *Fomitiporia punctata* (3), *Inocutis rheades* (3), *Onnia leporina* (3), *O. triqueter* (3), *Phellinus igniarius* (3), *Ph. lundellii* (3), *Phellinidium pouzarii* (3), *Ph. ferrugineofuscum* (4), *Ph. sulphurascens* (5), *Inonotus radiatus* (3), *I. obliquus* (4), *I. andersonii* (4), *I. dryadeus* (4), *I. hispidus*, *I. glomeratus* (4), *I. hastifer* (4), *I. nodulosus* (4), *Phellinus nigricans* (4), *Ph. everhartii* (4), *Fomitiporia robusta* (4), *Fuscoporia ferruginosa* (4), *F. ferrea* (4), *Hymenochaete tabacina* (4), *Inonotopsis subiculosa* (5), *Onnia tomentosa* (5), *Porodaedalea conchata* (5), *Phellopilus nigrolimitatus* (5), *Fuscoporia viticola* (5), *Phylloporia ribis* (5), *Porodaedalea pini* (5), *P. niemelaei* (6), *P. gilva* (6), *P. chrysoloma* (7), *Hymenochaete tabacinoides* (6), *Fuscoporia contigua* (6).

Порядок охватывает весь гидротермический диапазон матрицы, по числу видов первое место занимают мезофильные грибы, за ними следуют гигрофильные, эврибионтные, менее всего ксеротолерантных грибов. Среди видов, отнесенных к эврибионтам, преобладают широко распространенные грибы, экологический оптимум которых смещен в сторону влажных местообитаний, так, их численность на лесотундровой маргиналии лесной зоны значительно выше, чем на лесостепной. Наибольшая плотность видов *Hymenochaetales* приходится на ячейку 1 : 3, в которой ординированы транскортикальные мезофильные виды, не характерные для березы. Из них на березе отмечены немо-

ральные *Fomitiporia robusta* (с *Phellinus bakeri* (Murrill) Ames, рассматриваемым в качестве его американского подвида на березе черной), *Phellinus everchartii*, *Fuscoporia ferruginosa* (проникает в южную часть бореальных лесов), *F. ferrea*, *F. contigua*, *Hymenochaete corrugata*, *Inonotus hastifer*, *I. nodulosus*, *I. dryadeus*, неморально-тропический *Porodaedalea gilva*. Из гигрофильных видов на березе в качестве редких для нее отмечены *Porodaedalea conchata*, *Phellinus lundellii*, *Inonotopsis subiculosa*, *Inonotus glomeratus*, *Onnia tomentosa*. Гидротермических эврибионтов, в строгом смысле понятия, немного, это прежде всего *Inonotus obliquus*; даже такой широко распространенный гриб, как *Hymenochaete tabacina*, на березе тяготеет к поймам. Виды *Phellinus igniarius*-комплекса, условно обозначенные в матрице грибами *Ph. igniarius* — *Ph. nigricans* — *Ph. populicola*, рассматриваются как один вид с усредненной эврибионтно-гигрофильной характеристикой.

В качестве ксеротолерантных на березе выступают виды *Hymenochaetales*, не характерные для нее, но широко распространенные по югу лесной зоны на свойственных им породах. Это *Inocutis rheades*, *Fomitiporia viticola*, *Fomitiporia punctata*, а также *Porodaedalea pini*, встречающийся в Северной Америке, в частности в Калифорнии, на березе черной (речной). В основном это виды, в составе данного ксиломикокомплекса тяготеющие к речным долинам в теплых засушливых условиях.

Судя по сделанному матричному анализу порядка, влажные теплые местообитания могли быть исходными в его эволюции. На видовом уровне исходным экотипом порядка в данной его концепции могли быть неморально-тропические *Hymenochaete*. Очевидно, близок к нему и *H. tabacina* — слабо специализированный во многих отношениях вид, осваивающий корку и способный перемещаться по ней в зарослях с ветви на ветвь. Вероятно, гигрофильность, проявляемая им на березе, является «атавизмом», свидетельствующим о гигрофильном экологическом прошлом. С другой стороны, близким к исходному экотипу порядка может быть и ныне редкий, характерный для разлагающихся в подстилке хвойных остатков, примитивный по строению *Inonotopsis subiculosa*, имеющий сходство и с представителями других порядков грибов. Возможно, предковые формы порядка представляли собой нечто среднее между этими двумя видами и были подстилочными грибами, перешедшими к эпифитному развитию на корке деревьев. Во влажных условиях они могли высоко подниматься по стволу, охватывая и ветви. Как уже отмечалось, биохимическая адаптация к разложению корки вместе с обитанием на отмерших ветвях могла обусловить наиболее широкое распространение ядрового паразитизма среди видов порядка *Hymenochaetales*.

В системе ABDF-8 рассмотренный состав порядка в основном сохраняет этот таксономический статус. В системе ABDF-9 все эти виды объединены в одно сем. *Hymenochaetaceae* пор. *Hymenochaetales*, к которому в составе сем. *Schizoporaceae* отнесены также *Oxyporus*, *Schizopora*, *Trichaptum*.

В системе И.В. Змитровича роды *Hymenochaete* и *Hydnochaete* (также *Asterodon* Pat.) отнесены к пор. *Lachnocladiales*, сем. *Hymenochaetaceae*. Прочие роды отнесены к пор. *Scutigerales*, сем. *Mucronoporiaceae* (*Onnia*, *Inonotus* s. l., *Phellinus* s. l., а также *Oxyporus*, *Rigidoporus*, *Physisporinus*). Последнее семейство

образует довольно компактный матричный блок транскортикально-паразитических видов, входящий в единый блок с прочими *Scutigerales*. В предложенной концепции филумы *Inonotus* s. l. — *Phellinus* s. l. и *Oxyporus* — *Rigidoporus*, имея общие корни, вероятно, вскоре разделились (на морфоэкологическом этапе, обозначенном *Inonotopsis subiculosa*). Далее первые могли перейти к эпифитному существованию на коре, а вторые — к разложению гнилой древесины и коры в подстилке. В таком понимании к исходному экотипу афиллофороидных пор. *Scutigerales* в целом близок *Abortiporus biennis*, тесно связанный с почвой и, возможно, эволюционировавший к ксилотрофности через паразитическое перерождение микоризы. Такой протоэкотип мог обусловить генетическую склонность представителей пор. *Scutigerales* к ядровому паразитизму. В его составе, согласно системе И.В. Змитровича, находится подавляющее большинство паразитических афиллофороидных грибов.

Что же касается координации «микровидов» (по выражению Э.Х. Пармasto [Бондарцева, Пармasto, 1986]) паразитического *Phellinus igniarius*-комплекса, в настоящей редакции матрицы в отдельных ее ячейках размещены *Ph. igniarius* (как свойственный ивам гигрофил), *Ph. nigricans* (свойственный березе гидротермический эврибионт), *Ph. populicola* (свойственный тополям термофил), а также примыкающий к ним *Ph. everhartii* (свойственный дубу мезофил). Тем самым обозначена не столько дифференциация видов, сколько морфоэкологический континуум данного комплекса, охватывающий весь гидротермический диапазон матрицы. Очевидно, что культуральные или биохимические особенности, положенные в основу дифференциации большинства выделяемых ныне видов этого комплекса [Niemelä, 1972, 1974, 1975; Бондарцева, Пармasto, 1986; Ниемеля, 2001; и др.], не являются достаточным критерием для построения морфоэкологической матрицы, а некоторые морфологические особенности этих видов не обозначены достаточно очевидными, а тем более статистически доказанными признаками; правомочность выделения некоторых уже вошедших в научный обиход микровидов остается спорной. Недавние исследования [Змитрович, Малышева, 2004] подтвердили едва уловимые (без установления статистической достоверности) различия между *Ph. igniarius* с ивы и *Ph. nigricans* с березы. При этом показано, что *Ph. nigricans* является собственно «березовым» микровидом данного комплекса, а *Ph. cinereus* — только его возрастной быстрорастущей формой. Подобное можно сказать и о других слабодифференцированных видовых комплексах дереворазрушающих грибов, как паразитических, так и сапротрофных (на базе *Porodaedalea pini* s. l., *Fomitiporia robusta* s. l., *Oxyporus corticola* s. l., *Skeletocutis subincarnata* s. l., *Antrrodia semisupina* s. l. и проч.), получающих в систематике все большее распространение. Не исключено, что рассматриваемая матрица, несущая в себе экологический критерий вида, может в какой-то мере способствовать решению непростой проблемы делимитации видов дереворазрушающих грибов [Арефьев, 2003б; Малышева В., Малышева Е., 2004].

Изложенное позволяет заключить, что филогенетические таксоны рассмотренного экоморфологического филума грибов формируются и существуют, по выражению Г.А. Заварзина [1973], в лимитированном «пространстве логических возможностей», точнее, в определенном образом заданной и разви-

вающейся фрактальной комплексной плоскости, приближенно отображаемой экоморфологической матрицей. Структура ксиломикобиоты определяется не филогенетически, а экологически: как упорядоченность (серийность) экологических ниш грибов, соответствующая упорядоченной структуре древостоя в их развитии в условиях зонально-географической упорядоченности. Филогенетические линии грибов лишь пронизывают эту структуру, в конкурентной борьбе занимая ниши и используя их в качестве форпоста для своего продолжения на новом аналогично структурированном уровне развития. Каждая освоенная филогенетической линией ниша соответствует виду. При этом строгого порядка в освоении ниш разными филогенетическими линиями грибов не существует: они осваивают разные по величине, более или менее компактные, часто взаимопроницающие блоки экологических ниш. Однако, судя по проведенному анализу, филогенетические линии в этом экологическом пространстве сохраняют свое главное свойство — связность, которая прослеживается в разных схемах филогенетической систематики грибов. Упрощенно картину освоения филогенетическими линиями грибов новых серий экологических ниш можно представить как извилистое продвижение разных гиф дереворазрушающих грибов в упорядоченной клеточной структуре древесины. При этом, однако, выявляется и предпочтение качественно разными гифами различных клеточных элементов древесины.

Возвращаясь к уже рассмотренной аналогии экоморфологической матрицы с поверхностью кроны филогенетического дерева афиллофороидных грибов, можно сказать, что наложение на нее различных современных по-своему обоснованных систем грибов [Nordic Macromycetes, 1992, 1997; Ainsworth..., 1995, 2001; Змитрович, 2001] наглядно отображает целостные проекции разных его ветвей (в форме связных таксономических блоков). Проекции ветвей в проекции кроны дерева, как правило, не распадаются на отдельные фрагменты, сохраняя свою связность на уровне известных родов, семейств и порядков. А это делает возможным экологическую верификацию филогенетических таксонов, принятых систематиками.

Матричный экоморфологический анализ в сочетании с рядом дополнительных сведений позволяет наметить некоторые направления эволюции грибов в многоканальном континууме современных видовых экоморф, а также подойти к пониманию некоторых принципиальных моментов экологии дереворазрушающих грибов, например их паразитизма.

Предложенная модель консортивного комплекса афиллофороидных макромицетов развивает прежде всего экологическое направление микологии и рассматривается, в частности, как инструмент индикации состояния лесных экосистем. Как средство установления филогенетических закономерностей она, конечно, вторична, но позволяет подтвердить сделанные на основе специальных методов филогенетические построения либо, напротив, усомниться в них. Проведенный на ее основе анализ не охватывает всего филума афиллофороидных грибов, их отношений и направлений эволюции, однако рассмотренная модель, судя по всему, отражает принципиальные закономерности строения грибной биоты и создает базу для их дальнейшего исследования.

Глава 7

ДЕКОДИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА В КАЧЕСТВЕ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЯ

Возможны различные подходы к матричному анализу ксиломикокомплекса с целью выявления показателей древостоя. Первоначально в основу его было положено выделение базальных и маргинальных компонентов леса, а также соответствующих им компонентов ксиломикокомплекса и отражающей его матрицы [Арефьев, Мухин, 1997; Арефьев, 1998а, 1999а, 2000в, д, е, 2001е]. Срединная, наиболее крупная, инертная и устойчивая часть леса (на разных синтаксономических уровнях) с автономным от внешней среды режимом, с полным набором характерных свойств, с наибольшей степенью свободы принималась за эталон леса и выделялась как базальная, а все прочие противопоставлялись ей как маргинальные.

В качестве базальных компонентов леса рассматривались средняя часть лесной зоны с зональными типами леса, внутренняя стволовая часть заселенного грибами древесного субстрата; в качестве маргинальных — лесотундра, лесостепь, заболоченные леса, молодняки, вырубки, горельники, мелкие и нарушенные древесные субстраты или их части. Соответственно в качестве базальных видов ксиломикокомплекса рассматривались наиболее характерные для стволовой древесины многолетние *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola*, а все прочие включались в ту или иную маргинальную группу грибов с различным экологическим весом в соответствии с их матричным положением. По отношению численности базальных видов к численности различных маргинальных группировок определялись индексные показатели развития леса в различных аспектах (бонитет, высота, сомкнутость и пр.) с дальнейшей их калибровкой в общепринятые абсолютные значения. Этот подход дал хорошие результаты, продемонстрировавшие уже саму принципиальную возможность подобного анализа. Дальнейшие исследования в этом направлении [Арефьев, 2005а, 2007], исходящие из более полных представлений о строении *Betula*-ксиломикокомплекса, в сущности, развивают этот подход, сводя расчеты к еще более простым матричным закономерностям; в качестве показателей развития древостоя в них интерпретируется простая доля тех или иных видов — элементов матрицы.

Из предыдущих рассуждений можно заключить, что рассматриваемый ксиломикокомплекс сводится к четырем ксиломикологическим оболочкам древостоя, соответствующим четырем сочетаниям принятых характеристик грибов: по отношению к автономности внутренней среды свойственного субстрата (стволовые — периферийные) и к степени разрушения древесины (первичные — вторичные). Соответственно матрица ксиломикокомплекса состоит из четырех матричных слоев, по своей структуре подобных друг другу. В свою очередь, каждый развернутый слой может быть свернут до структуры (см. табл. 16), определяемой сочетанием четырехчленного цикла гидротермической валентности грибов и пятичленного цикла проникающей способности грибов. В таком свернутом (сжатом) варианте матрицы на каждую ячейку проецируется несколько видов грибов, имеющих одинаковое отношение к названным грациям.

Таблица 30

Матричный шаблон для расчета параметров древостоя по данным количественного учета дереворазрушающих макромицетов Betula-комплекса

Район: Подзона северной тайги, все участки
 число видов: 37 0,71; субстратов 4479; особей: 6268 4221; коэффициент 0,84 0,02

№	Число особей									
	Первичные: стволы/периферия					Вторичные: стволы/периферия				
	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5
5	2	0	0					0	1	0
4	0	34	0	0			0	0	29	0
3		0	4	0	0	0	0	5	0	
2			0	382	0	5	85	0		
1				675	295	0	0			
1				5	234	33	0			
2			0	1149	287	39	126	0		
3		5	97	5	0	0	11	25	11	
4	24	339	2	0			0	2	192	8
5	40	11	0					0	50	10

Доля видов по ячейкам, столбцам, строкам

5	0,000	0,000	0,000	A		B		0,000	0,000	0,000
4	0,000	0,008	0,000	0,000			0,000	0,000	0,007	0,000
3		0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	
2			0,000	0,091	0,000	0,001	0,020	0,000		
1				0,160	0,070	0,000	0,000			
1				0,001	0,055	0,008	0,000			
2			0,000	0,272	0,068	0,009	0,030	0,000		
3		0,001	0,023	0,001	0,000	0,000	0,003	0,006	0,003	
4	0,006	0,080	0,000	0,000			0,000	0,001	0,045	0,002
5	0,010	0,003	0,000	C		D		0,000	0,012	0,002
Итого по столбцам						0,212	0,577	0,032	0,159	0,020
Итого по строкам						0,294	0,491	0,038	0,149	0,027
Средний показатель по столбцам и строкам					1,000	0,253	0,534	0,035	0,154	0,023

Доля гидротермических компонентов (диагонали):

гигрофильных		эврибионтных		термофильных		мезофильных		Равно- весие	Сомкнутость	
0,172		0,730		0,098		0,000			норма	факт
Расчетная характеристика древостоя								0,16	0,74	0,56
Возраст		Бонитет		Высота		Диаметр		Запас: м³/га		
индекс	лет	индекс	м	индекс	м	индекс	см	индекс	норма	факт
0.494	69	0.311	15.6	0.203	10.2	0.283	14.1	0.340	86	64

Порядок заполнения матричного

№	А: Первичные грибы (спелые и перестойные леса)				
	Распадающийся лес	Распадающиеся редколесья	Усыхающий лес	Редколесья	Сомкнутый лес
	5	4	3	2	1
5	<i>A. albida</i>	<i>G. abietinum</i> <i>L. betulina</i> × <i>XY</i>	<i>A. malicola</i> <i>G. trabeum</i>		
4	<i>D. squalens</i> <i>G. sepiarium</i> × × <i>Y</i>	(<i>T. ochracea</i> + + <i>T. versicolor</i> + + <i>T. pubescens</i>) × × <i>XY</i>	<i>C. trogii</i> × <i>XY</i> <i>T. gibbosa</i>	<i>A. variiformis</i> <i>D. dickinsii</i>	
3		<i>D. flavescens</i> ; <i>P. cinnabarinus</i> × <i>Y</i>	<i>T. cervina</i> <i>T. hirsuta</i> × <i>XY</i>	<i>F. viticola</i> <i>T. ljubarskyi</i>	<i>F. robusta</i> <i>P. gilva</i>
2			<i>D. crustulinus</i> <i>T. suaveolens</i>	<i>I. obliquus</i> <i>D. confragosa</i> × <i>X</i>	<i>F. punctata</i> <i>H. salmonicolor</i>
1				<i>Ph. igniarius</i> s.l. × × <i>XX</i> (1 – <i>Z</i>); <i>D. confragosa</i> × <i>Y</i>	<i>Ph. igniarius</i> s.l. × × (<i>Y</i> + <i>XY</i>)
1				<i>I. radiatus</i> × <i>Y</i> <i>T. abietinum</i>	<i>P. betulinus</i> × <i>Y</i> <i>T. biforme</i> × <i>Y</i>
2			<i>D. scutellata</i> <i>T. kmetii</i>	<i>D. confragosa</i> s.l. × <i>X</i> ; <i>H. rutilans</i> <i>I. radiatus</i> × <i>X</i> <i>P. betulinus</i> × <i>X</i>	<i>D. confragosa</i> s.l. × <i>XY</i> ; <i>I. resinousum</i> <i>T. biforme</i> × <i>X</i>
3		<i>A. chaillietii</i> <i>A. ampla</i>	<i>D. mollis</i> × <i>X</i> <i>D. stereoides</i> × <i>Y</i> <i>I. lacteus</i> ; <i>S. hirsutum</i> × <i>XY</i> ; <i>T. pubescens</i> × <i>XY</i>	<i>D. confragosa</i> s.l. × × (<i>Y</i> – <i>XY</i>) <i>D. mollis</i> × <i>Y</i> <i>D. stereoides</i> × <i>X</i>	<i>H. rubiginosa</i> <i>I. nodulosus</i> <i>P. conchifer</i>
4	<i>Ch. purpureum</i> × × (<i>X</i> + <i>XY</i>) <i>S. rugosum</i>	<i>S. hirsutum</i> × × (<i>X</i> + <i>YY</i>); (<i>T. ochraceum</i> + + <i>T. versicolor</i>) × × (<i>XX</i> + <i>Y</i>)	<i>B. corium</i> <i>P. crispa</i> <i>C. trogii</i> × (1 – <i>XY</i>)	<i>I. hastifer</i> <i>I. oreophilus</i>	
5	<i>Ch. purpureum</i> × × (<i>Y</i> – <i>XY</i>)	<i>L. betulina</i> × × (1 – <i>XY</i>); <i>S. commune</i>	<i>S. gausapatum</i>		

Эту стадию сворачивания матрицы характеризует матричный шаблон для анализа ксиломикокомплекса с целью расчета показателей древостоя в программе Excel (табл. 30). В шаблон вводятся данные количественного учета грибов по видам согласно табл. 31, при этом масштабность анализируемой лесной экосистемы может быть любой — от отдельного заселенного грибами ствола или лесного массива до широтно-зонального биома. Слои матрицы исходных данных *ABCD'* задаются как отдельные матрицы: *A'* — для первичных стволовых грибов, *B'* — для вторичных стволовых, *C'* — для первичных периферий-

шаблона (основные виды)

В: Вторичные грибы (спелые и перестойные леса)				
Сомкнутый лес	Редколесье	Усыхающий лес	Распадающееся редколесье	Распадающийся лес
1	2	3	4	5
		<i>L. fractipes</i> <i>P. epileucinus</i>	<i>B. fumosa</i> × <i>X</i> <i>P. alni</i>	<i>P. subcaesia</i>
	<i>A. biennis</i> <i>T. fissilis</i>	<i>C. pulcherrimus</i> <i>P. lactea</i>	<i>C. unicolor</i> × <i>XY</i> <i>P. tephroleuca</i> <i>T. chioneus</i> × <i>XY</i>	<i>P. caesia</i> <i>P. undosa</i>
<i>O. populinus</i> <i>S. spumeus</i>	<i>C. septentrionalis</i> <i>O. stipticus</i>	<i>M. tremellosus</i> × <i>XY</i> ; <i>P. fulgens</i> <i>O. balsameus</i>	<i>O.ptychogaster</i> <i>T. fumidiceps</i>	
<i>G. lipsiense</i> × <i>X</i> <i>O. corticola</i> s.l. × <i>Y</i>	<i>G. lipsiense</i> × <i>Y</i> <i>G. dchrous</i>	<i>P. transmutans</i> <i>T. galactinus</i>		
<i>R. crocatus</i> × <i>Y</i> <i>S. muraskinskyi</i> × <i>Y</i>	<i>F. rosea</i> <i>R. crocatus</i> × <i>X</i>			
<i>A. semisupina</i> <i>Ph. laevigatus</i> × <i>Y</i> ; <i>S. ochraceum</i> × <i>Y</i>	<i>C. ambigua</i> <i>Ph. lundellii</i>			
<i>B. radiatum</i> <i>S. murashkinskyi</i> × <i>X</i> <i>S. ochraceum</i> × <i>Y</i>	<i>O. corticola</i> × <i>X</i> <i>Ph. igniarius</i> s.l. × × (<i>Y</i> + <i>XY</i>) <i>Z</i> ; <i>Ph. laevigatus</i> × <i>X</i>	<i>L. sulcata</i> <i>P. sajanensis</i>		
<i>A. foliaceodontata</i> <i>A. hoehnelii</i> <i>A. romellii</i>	<i>J. pseudozillingiana</i> ; <i>S. subtomentosum</i> × × <i>XY</i> <i>S. nivea</i>	<i>L. bicolor</i> × <i>X</i> <i>M. tremellosus</i> × <i>XY</i> ; <i>S. subtomentosum</i> × <i>YY</i> <i>T. chioneus</i> × <i>Y</i>	<i>P. nivea</i> <i>P. cinnabarinus</i> × <i>X</i>	
	<i>L. wynei</i> <i>S. ostrea</i>	<i>L. bicolor</i> × <i>Y</i> <i>S. subtomentosum</i> × <i>X</i>	<i>C. unicolor</i> × × (<i>Y</i> + <i>XY</i>); <i>M. tremellosus</i> × <i>Y</i> <i>T. chioneus</i> × <i>X</i>	<i>C. resinascens</i> <i>G. sepiarium</i> × × <i>X</i>
		<i>B. fumosa</i> × <i>Y</i>	<i>B. adusta</i> × <i>X</i>	<i>B. adusta</i> × <i>Y</i>

ных, D' — для вторичных периферийных грибов. Принимаются следующие матричные реквизиты (по [Корн Г., Корн Т., 1973]):

$$A' = [a'_{i,k}], \quad B' = [b'_{i,k}], \quad C' = [c'_{i,k}], \quad D' = [d'_{i,k}]; \quad (m = n = 5).$$

Матрицы подобны, содержат по пять строк и пять столбцов. Нумерация строк i и столбцов k соответствует градациям состояния древостоя: 1) сомкнутый лес → 2) редколесье → 3) усыхающий на корню лес → 4) механически рас-

падающее редколесье → 5) механически распадающийся лес. С грациями ассоциируются функциональные группы грибов от типично транскортикальных, свойственных сухостою, образуемому при конкурентной элиминации угнетенных деревьев (1), до типично раневых (5).

Стволовые паразиты в соответствии с их происхождением рассматриваются в составе слабоспециализированных транскортикальных грибов. Диагональные ряды соответствуют циклу гидротермической валентности грибов: гигрофильные психротолеранты ($i = k-1$) → эврибионты ($i = k$) → термофильные ксеротолеранты ($i = k+1$) → неморальные мезофилы ($i = k+2$) → (гигрофильные психротолеранты). Проекция всех слоев на одну матричную плоскость определяется суммой матриц:

$$U' = A' + B' + C' + D' = [a'_{i,k}] + [b'_{i,k}] + [c'_{i,k}] + [d'_{i,k}] = [u'_{i,k}].$$

Для дальнейшего анализа абсолютная численность видов по каждому из матричных элементов преобразуется в долю (в пределах от 0 до 1) от общей численности грибов в учете, т.е. в индекс элемента:

$$A = \frac{A'}{\sum u'_{i,k}} = \left[\frac{a'_{i,k}}{\sum u'_{i,k}} \right] = [a_{i,k}], \dots, U = \frac{U'}{\sum u'_{i,k}} = \left[\frac{u'_{i,k}}{\sum u'_{i,k}} \right] = [u_{i,k}].$$

Для удобства операций с матричными элементами задаются следующие реквизиты:

$$AB = A + B = [a_{i,k}] + [b_{i,k}] = [ab_{i,k}], \dots, CD = C + D = [c_{i,k}] + [d_{i,k}] = [cd_{i,k}];$$

$$[a_{i,1}] + [a_{i,2}] = [a_{i,1,2}], [a_{3,k}] + [a_{5,k}] = [a_{3,5,k}], \dots;$$

$$U = ABCD = A + B + C + D = [a_{i,k}] + [b_{i,k}] + [c_{i,k}] + [d_{i,k}] = [u_{i,k}].$$

В более ранней схеме расчета по шаблону [Арефьев, 2005а] порядок ввода данных в него полностью совпадал с порядком видов в приведенной в гл. 5 свернутой экологической матрице (см. табл. 16). Однако в таком случае в формулы для расчетов параметров древостоя к базовому показателю, имеющему четкий физический смысл, вводились довольно громоздкие поправки, учитывающие по ряду межвидовых отношений особенности экологии грибов в различных природных зонах, не фиксируемые при простом сканировании матрицы. Причина этого в том, что координаты видовой ячейки в исходной матрице обозначают не всю фундаментальную нишу вида, а ее центр. Уже из того, что при высокой наполненности какой-либо ячейки матрицы смежные с ней ячейки нередко остаются формально пустыми, следует, что многочисленный в данных условиях вид реализует себя шире, и его численность фактически в той или иной мере параболически смещается в область соседних ячеек, что согласуется и со статистическими законами распределения. Закономерность такого смещения очевидна и для грибов, характеризующихся промежуточной валентностью, например, по гидротермическому фактору, что видно из их зонально-географических распределений (*Bjerkandera adusta* и др.). В определенных условиях эксцентричность реализованной экологической ниши становится устойчивой и может быть единообразно описана в рамках матрицы (см. табл. 31). Это позво-

ляет ввести универсальный переводной коэффициент X ($Y = 1 - X$), регулирующий смещение матричной численности видов в смежные ячейки:

$$X = \frac{X_1}{X_1 + X_2}, \quad (1)$$

где

$$\begin{aligned} X_1 = & H.rut. + I.obl. + I.rad. + I.rhe. + O.cor. + P.ign. + P.bet. + P.cri. + P.lae.^2 + \\ & + I.rad. \times O.cor.^2 + S.sub. \times (S.mur. + I.rad.^2) \times (P.ign. + P.lae.) + \\ & + P.ign. \times (I.obl. + T.bif. + (I.lac. + P.cin.) \times (D.con. + S.sub. \times M.tre.^2)); \\ X_2 = & C.sep. + C.cir. + F.fom. + F.pin. + G.lip. + G.luc. + I.res. + P.cri. + P.ful. + R.cro. + \\ & + S.mur. + S.och. + S.sub. \times (I.rad. + P.ign. + P.lae.) \times (D.con. + S.mur. + S.och.), \end{aligned}$$

где под аббревиатурами названий видов понимается их доля в процентах в составе анализируемого ксиломикокомплекса. Следует обратить внимание на процентное исчисление доли, поскольку от этого зависит результат.

Коэффициент X рассчитывается до заполнения ячеек матрицы по соотношению активных транскортикальных видов ксиломикокомплекса и изменяется от 0 до 1; он связан с бонитетом леса, поскольку в показатель X_1 включены видовые факторы, обратно пропорциональные бонитету, а в X_2 — прямо пропорциональные ему.

Для нахождения правильных параметров древостоя для активных видов обычно достаточно указать в матрице один, реже два пути такого смещения, для некоторых из них смещение не установлено (см. табл. 31). В случае с редкими видами такое смещение, очевидно, также имеет место, но в расчетах им можно пренебречь. Введение переводного коэффициента позволяет также дифференцировать в пределах смежных ячеек близкие виды грибов, четкая дифференциация которых в ходе учета невозможна из-за обилия промежуточных форм (например, *Daedaleopsis septentrionalis* и *D. tricolor*, *T. ochracea* и *T. versicolor* и др.).

Для дополнительной оценки матричного смещения сложного *Phellinus igniarius*-комплекса введен также переводной коэффициент Z , достигающий существенных значений только на северном пределе распространения березы:

$$Z = 1 - \left(\frac{n_{P.ign.}}{\sum n_i} \right)^2, \quad (2)$$

где n — численность видов *Betula*-ксиломикокомплекса в учете.

Важным моментом излагаемого подхода к матричному анализу ксиломикокомплекса является то, что базальные [Арефьев, Мухин, 1997] виды *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola* берутся в расчет только на предварительном этапе заполнения матрицы — при определении переводных коэффициентов X и Z . В дальнейшем значения их численности в матрицу не вносятся. Соответственно этому внесены корректировки в формулы расчетов. Это обусловлено тем, что данные виды, отличаясь от большинства прочих большой инерционностью

и низкой чувствительностью к внешним условиям, в ряде случаев (в нарушенных древостоях) вносили существенные искажения в результаты расчета показателей древостоя, избежать которых иным способом пока не удалось.

В основе формул для расчета показателей древостоя лежит не математическая регрессия, а интерпретация в качестве таковых различных элементов матрицы применительно к логико-математическому аппарату лесной таксации [Анучин, 1971; Эксперимент..., 1990] со спецификой их долевого (индексного) исчисления. Соответственно и результат расчетов представляется сначала в виде индекса, определяющего величину показателя как долю от его максимально возможного значения в промежутке от 0 (min) до 1 (max). Приведение показателя к общепринятым абсолютным значениям осуществляется калибровкой индекса по абсолютному значению максимума. Согласованная проверка расчетных значений проводится по общепринятым таксационным таблицам для березовых древостоев [Лесотаксационный справочник, 1980] с учетом региональной специфики лесов Западной Сибири [Справочные таблицы..., 1970].

Бонитет в широком смысле является оценкой качества лесорастительных условий в том или ином аспекте. Ниже он рассматривается как потенциал высоты древостоя, т.е. как максимальная высота, которой березовый древостой может достичь в данных почвенно-климатических условиях (с учетом того, что этот потенциал полностью реализуется при наличии конкуренции за световые ресурсы в древостоях с полнотой 1). В этой связи бонитет может быть выражен не только традиционными для России классами М.М. Орлова [1931], но и той максимальной высотой, которая в его таблице приводится для каждого класса бонитета внизу колонки для возраста 160 лет [Лесотаксационный справочник, 1980], например потенциал высоты в 25 м соответствует III классу бонитета.

Опыт общения с коллегами показал, что бонитет леса часто понимается как характеристика, производная от высоты и возраста древостоя, которую можно найти лишь после определения двух последних показателей, как это и делается при измерительной таксации. Но это, скорее, технический момент, а в сущности бонитет, будучи потенциалом, есть первообразная, поэтому, например, таксация леса на зонально-типологической основе предполагает определение бонитета как первичной характеристики, связанной с типом леса. Аналогичный в сущности подход используется и ниже, при этом выделяемые матричные группировки грибов, можно сказать, характеризуют те или иные микологические типы леса — высокопроизводительные (собственно леса) или низкопроизводительные («не леса» — редколесья), а по конкретному соотношению этих микотипологических признаков — весь градиент лесорастительных условий.

Разделение признаков в данном случае достигается путем простого сворачивания матричного цикла проникающей способности грибов до двоичной структуры, интерпретируемой как «лес — не лес». Следующий шаг сворачивания является предельным для ксиломикокомплекса и приводит к единичной структуре, интерпретируемой как «древесная растительность». Все нечетные ординаты матрицы соотносятся с грибами, свойственными лесам (включая погибшие), а четные — с грибами, свойственными редколесьям, где древесина есть, но лесная среда не развита, т.е. при сворачивании экологической матрицы

подобными в определенном плане оказываются совершенно разные эколого-функциональные группы дереворазрушающих грибов: типичные транскортикальные, типичные раневые и слабоспециализированные.

Исходя из этого, индексный показатель бонитета при матричном анализе ксиломикокомплекса определяется самым элементарным образом, он включает в себя все элементы матрицы долей $ABCD = U$, характерные для лесов независимо от их состояния, т.е. элементы строк и столбцов с номерами 1, 3 и 5, точнее полусумму численных проекций строки и столбца:

$$I_B = I_1 + I_3 + I_5 = \left[\left(\sum u_{1,k} + \sum u_{i,1} \right) + \left(\sum u_{3,k} + \sum u_{i,3} \right) + \left(\sum u_{5,k} + \sum u_{i,5} \right) \right] / 2. \quad (3)$$

Элементы слоя AB стволовых грибов соответствуют уже реализованной высоте древостоя (или валежных стволов), а элементы слоя CD , характерные для молодняков, соответствуют еще не реализованному потенциалу высоты. В матрице долей элементы строк и столбцов с номерами 1, 3 и 5 определяют индекс бонитета явно, а элементы с номерами 2 и 4, характерные для редколесий и механически распадающихся редколесий, по принципу дополнительности Н. Бора определяют его неявно, поскольку сумма явных и неявных элементов всегда равна 1.

Для калибровки индекса бонитета в метрах максимальная высота березового древостоя принимается в 50 м:

$$B(\text{м}) = I_B \times 50. \quad (4)$$

Это значение близко к максимальной высоте древостоев I_6 бонитета — наибольшего класса для области распространения рода *Betula*, а также к указанной в литературе максимальной высоте деревьев этого рода — 45 м [Лесная энциклопедия, 1985]. Метрический показатель бонитета переводится в класс бонитета в соответствии с бонитировочными таблицами (V_6 при $B < 9,5$ м; V_a при $13,5 \text{ м} > B > 9,5 \text{ м}$ и т.д.).

Индекс возраста древостоя, в сущности, также определяется при сведении матрицы к двоичной структуре, представляющей собой два ее предельно свернутых слоя. Базовым компонентом индекса является доля стволовых грибов, характерных для спелых и перестойных древостоев, определяемая суммированием элементов верхних слоев AB матрицы:

$$I_A = \sum (A; B)^{\max(1 - I_B; \sqrt{I_B \cdot (1 - I_B)})}. \quad (5)$$

Элементы нижних слоев матрицы в соответствии с принципом дополнительности присутствуют в формуле неявно, уменьшая значения индекса. Переводные коэффициенты, используемые при заполнении матрицы, отрегулированы так, что явные элементы представлены преимущественно транскортикальными грибами, а основная доля раневых видов, включая стволовые, смещена в нижние слои CD и рассматривается как свойственная молоднякам. Причина этого в том, что на месте крупных буреломных или срубленных деревьев, разрушаемых раневыми грибами, образуются «окна», заселяемые молодым поколением деревьев, что уменьшает средний возраст деревьев в древостое (а о нем и идет речь). Оставшиеся деревья в условиях ослабшей конкуренции

увеличивают интенсивность роста по горизонтали, что, как и зарастание «окон» снизу по вертикали, направлено на гомеостатическое восстановление сомкнутости полога и механической устойчивости древостоя. Если понимать возраст не как число прожитых лет, а в его физиологическом смысле [Казарян, 1969; Некрасова, 1972; Фрей, 1985; Lalancette, Nickey, 1986] — как интенсивность ростовых процессов, затухающих по мере развития и старения, то и в этом смысле раневые грибы показывают уменьшение возраста древостоя через активизацию роста, т.е. в структуре ксиломикокомплекса возраст древостоя находит несколько иное отражение, чем в обычном таксационном описании, проводимом дифференцированно с интегральной характеристикой по преобладающей возрастной группе. В настоящем случае рассчитывается усредненный возраст березы для всего полога, включая (как его нулевой уровень) и «окна» с раневым отпадом.

Поправка к базовому компоненту (показатель его степени) изменяется от 0 до 1 и обратно пропорциональна бонитету; она вводится в значительной мере для компенсации исключения стволовых грибов *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola* из расчетов.

Для калибровки индекса в годах максимальный возраст березового древостоя принимается за 140 лет:

$$A(\text{лет}) = I_A \cdot 140. \quad (6)$$

Хотя индивидуальный возраст березы может быть и большим [Коропачинский, Встовская, 2002], максимальный возраст березовых древостоев с учетом отмеченных выше особенностей его отражения соответствует именно этому значению. Расчетный средний возраст большинства березняков, например, в подтаежной зоне Тюменской области составлял на момент учета грибов 50–55 лет, что соответствует реальному возрасту древостоев, возникших на месте рубок военной поры 1941–1945 гг.

Индекс высоты древостоя пропорционален индексу бонитета и индексу возраста:

$$I_H = I_B \cdot I_A^{1 - \sqrt{I_A \cdot I_B}}. \quad (7)$$

При калибровке индекса высоты в метрах максимальная высота берется та же, что и при определении бонитета:

$$H(\text{м}) = I_H \cdot 50. \quad (8)$$

Высота древостоя здесь понимается как средняя высота полога для березы. Полученные абсолютные значения возраста, высоты и бонитета древостоев полностью вписываются в классическую бонитировочную таблицу [Лесотаксационный справочник, 1980].

Индекс среднего диаметра древостоя пропорционален индексу высоты с поправкой, пропорциональной индексу возраста и обратно пропорциональной индексу бонитета:

$$I_D = I_H \cdot ((1 - I_B) + \sqrt{I_A}). \quad (9)$$

Для калибровки индекса в сантиметрах максимальный диаметр березового древостоя принимается в 50 см:

$$D(\text{см}) = I_D \cdot 50, \quad (10)$$

что ниже максимального диаметра ствола, приводимого в литературе для отдельных деревьев (до 150 см) [Лесная энциклопедия, 1985], но приблизительно соответствует данным для древостоев [Лесотаксационный справочник, 1980].

Сомкнутость древостоя понимается здесь как проекция крон всех ярусов. Нормальная сомкнутость древостоя при отсутствии воздействия разрушающих его факторов (пожары, рубки, бурелом и пр.) пропорциональна бонитету, как и в норме пропорциональны потенциалы развития деревьев по вертикали и по горизонтали; она определяется индексом бонитета в производной от него степени:

$$I_{C'} = C' = I_B^{(1 - \sqrt[4]{I_B})}. \quad (11)$$

Понятия «сомкнутость» и «полнота» древостоя не тождественны друг другу. Если единичную полноту древостоя понимать как максимально возможную долю использования пространства в данных лесорастительных условиях, то она, по логике, соответствует нормальной сомкнутости C' при любых значениях последней. Нормальная сомкнутость древостоев высоких классов бонитета в соответствии с формулой (11) асимптотически стремится к 1.

Фактическая сомкнутость древостоя в сущности является разностью между нормальной сомкнутостью и факторами ее уменьшения, индицируемыми раневыми и семикортикальными видами грибов. Несмотря на всю его очевидность, этот показатель наиболее труден для исчисления. Ранее предложенная формула [Арефьев, 2005а] вполне адекватна только для слабонарушенных древостоев. Предлагаемая ниже формула расчета средней фактической сомкнутости древостоя более точна, хотя и она не вполне совершенна, в частности из-за своей громоздкости:

$$I_C = C = \sqrt{(C' - C_d) \cdot C'}, \quad (12)$$

$$\text{где } C_d = \left(\sqrt{I_4 \cdot I_5} + \sqrt[3]{I_3 - bd_{3;3}} + bd_{3;3} + \sqrt[3]{\frac{u_{4;3}}{2}} + \sqrt[3]{b_{3;4}} + \sqrt[3]{b_{4;5}} \right) \cdot \sqrt{1 - ad_{2;2} + I_{GP}},$$

$$\text{где } I_{GP} = \sum_{i=K-1} u_{i,k}.$$

Последнее выражение представляет собой сумму гидрофильных микозэлементов.

Разность между нормальной и фактической сомкнутостями древостоя $\Delta C'$ определяет нарушенность горизонтальной структуры древостоя в силу воздействия природных и антропогенных факторов:

$$\Delta C'(\%) = \frac{C' - C}{C' + C} \cdot 100. \quad (13)$$

Разность проекций первого столбца и первой строки матрицы рассматривается как показатель имманентной неравновесности ксиломикокомплекса, связанный с имманентной неравномерностью горизонтальной структуры древостоя, например, на пределах распространения древесной растительности:

$$\Delta I_1 = \left| \sum u_{1;k} - \sum u_{i;1} \right|; \quad (14)$$

$$\Delta C(\%) = \frac{\Delta I_1}{\sum u_{1;k} + \sum u_{i;1}} \cdot 100. \quad (15)$$

В центральной части лесной зоны значения ΔC обычно невысоки или близки к нулю, высокие значения показателя характерны для древостоев лесотундровой зоны, где распространены приречные ленточные леса, а также для лесостепных колков (табл. 32). Это позволяет рассматривать ΔC и в качестве показателя экстремальности почвенно-климатических и гидрологических условий, а также повышенной вероятности гибели леса, в сущности, в качестве показателя биотопической (не)устойчивости.

Запас древесины в древостое с сомкнутостью, равной 1, пропорционален его высоте и диаметру. Индекс запаса в данном случае определяется индексом высоты в степени, обратной индексу диаметра:

$$I_V = I_H^{F(D, H)}, \quad (16)$$

где

$$F(D, H) = (1 - I_D)^{1 - I_H \cdot I_D}.$$

Для калибровки индекса по абсолютной величине максимальный запас березового древостоя принимается в соответствии с данными «Лесотаксационного справочника» [1980] как 340 м³/га, далее запас рассчитывается для конкретной сомкнутости древостоя, нормальной и фактической:

$$V' (\text{м}^3/\text{га}) = I_{C'} \cdot I_V \cdot 340; \quad (17)$$

$$V (\text{м}^3/\text{га}) = I_C \cdot I_V \cdot 340. \quad (18)$$

Математическая обработка первичных учетных данных в программе Excel очень проста. Шаблон сохраняется и копируется как встроенная программа. Результаты расчета среднезональных показателей березовых лесов по Западной Сибири представлены в табл. 32.

Сопоставление рассчитанных по предложенным формулам параметров древостоев с данными измерительной таксации на 51 участке показали: разность по бонитету, высоте и возрасту не превышает 3 %, по сомкнутости — 7 %, по запасу (между расчетными и табличными данными при соответствующей высоте и сомкнутости по «Лесотаксационному справочнику» [1980]) — 13 %; во всех случаях разность при сравнении попарно связанных вариантов недостоверна (табл. 33). Характерен высокий уровень связи между расчетными и измерительными значениями всех основных параметров древостоя (коэффициент корреляции от 0,92 до 0,98). Дополнительное сопоставление расчетных данных с данными визуальной оценки параметров древостоя, охватывающее в совокупности все 200 обследованных участков, дает практически те же результаты. Это позволяет рассматривать предложенный метод анализа ксиломикокомплекса

Таблица 32

Расчетные средние таксационные характеристики исследованных зональных березовых лесов Западной Сибири по данным матричной микондикации

Показатель	Зона и подзона								
	ЛТ	РЛ	СВТ	СРТС	СРТ	СРТЮ	ЮТ	ПТ	ЛС
Бонитет, класс	V6	Va	V	IV	IV,5	III	II	II	II
Бонитет, м	8,3	11,2	15,6	20,4	22,8	24,7	30,2	28,6	28,4
Высота, м	5,6	6,7	10,2	13,7	15,8	17,0	20,2	18,0	18,5
Диаметр, см	8,8	9,8	14,1	17,7	19,7	20,4	21,3	19,1	20,0
Возраст, лет	79	65	69	68	69	67	61	57	60
Сомкнутость:									
нормальная	0,52	0,63	0,74	0,84	0,87	0,89	0,94	0,93	0,93
фактическая	0,42	0,48	0,56	0,72	0,64	0,57	0,57	0,60	0,54
Запас, м ³ /га:									
нормальный	30	44	86	134	160	175	208	183	190
фактический	24	34	65	115	119	112	125	118	110
Неравномерность	88	44	16	5	9	15	20	30	38
Нарушенность	11	14	14	8	15	22	25	22	27
Число видов	29	27	37		43		48	50	38

Примечание: ЛТ — лесотундра; РЛ — редколесье; СВТ — северная тайга; СРТС — северная часть средней тайги; СРТ — вся средняя тайга; СРТЮ — южная часть средней тайги; ЮТ — южная тайга; ПТ — подтайга; ЛС — лесостепь.

Таблица 33

Оценка соответствия расчетных данных (56 учетов на 51 участке) данным измерительной таксации и таксационных таблиц

Показатель	Измерительные данные	Расчетные данные	Разность расчетных и измерительных данных	t_{ϕ}	$t_{st(0,05)}$	Корреляция*
Бонитет	$4,3 \pm 0,92$	$4,4 \pm 0,92$	$-0,10 \pm 0,69$	0,14	1,96	0,97
Высота	$11,4 \pm 2,47$	$11,2 \pm 2,65$	$0,24 \pm 1,83$	0,13	1,96	0,97
Возраст	$64,3 \pm 8,7$	$63,6 \pm 10,1$	$0,71 \pm 12,12$	0,06	1,96	0,92
Сомкнутость	$0,57 \pm 0,10$	$0,53 \pm 0,10$	$0,04 \pm 0,12$	0,29	1,96	0,92
Запас**	$77,5 \pm 23,5$	$68,7 \pm 23,6$	$10,0 \pm 24,6$	0,41	1,96	0,98

* $r_{кр} = 0,35$.

** По табл. 14 «Лесотаксационного справочника» [1980].

как вполне адекватный, что не исключает, однако, возможностей его совершенствования. Наибольшие отклонения расчетных и измерительных данных в ряде случаев отмечаются для нарушенных древостоев. Так, для горельников северной окраины лесной зоны и для сплошных вырубок с вывезенной древесины расчетные параметры древостоя могут быть занижены. Напротив, завышаются расчетные параметры в случае значительного изъятия из древостоя сухостойной древесины, например, при санитарных рубках или в рекреационных зонах, а также в высокополнотных производительных древостоях по причине сложности учета грибов в верхнем ярусе. Отмечаются случаи, когда высота древостоя рассчитывается верно, но при этом расчетный бонитет выше фактического, а возраст соответственно ниже (или наоборот).

Расчетные значения запаса древесины совпадают или на один классовой промежуток расходятся с данными таблицы для оценки запаса березовых древостоев по их средней высоте и полноте (см. табл. 33). Такие расхождения (в большую сто-

рону) относятся прежде всего к северным низкопроизводительным лесам Западной Сибири с высоким отношением диаметра и высоты древостоя (4–5 и выше разряды высот) и связаны с тем, что в стандартной таблице не учитывается диаметр древостоя. При этом расчетные значения запаса в области отмеченных расхождений близки к данным имеющегося на сегодня весьма неполного регионального справочника [Справочные таблицы..., 1970] и лесоустроительным данным.

Следует отметить, что все рассмотренные показатели определяются независимо от доли участия березы в древостое, но определяют именно состояние березового его компонента, а древостой в целом характеризуют так, как если бы он был чистым березняком. В силу этого расчетные параметры древостоев, в которых береза не является главной породой, могут отличаться от базовых лесоустроительных данных, особенно в экстремальных условиях. Так, бонитет и показатели развития березы на бедных песках в сосняках лишайниковых при прочих равных существенно ниже, чем у сосны, а в лиственничниках на северном пределе распространения древесной растительности они намного ниже, чем у лиственницы.

К сожалению, предлагаемая методика может вызывать негативную реакцию в том плане, что она не вполне соответствует порядку, принятому в практике лесной таксации. Однако методика совсем не имеет целью соперничать с устоявшейся таксацией, а только конкретно показать воспроизведение сообществом дереворазрушающих грибов структуры древостоя. Увы, это не достижимо с помощью обычных измерительных средств, требуется применение непривычных, иногда упрощенных форм описания известных закономерностей. Вместе с тем методика в силу высокой чувствительности грибного сообщества может быть использована в научной экспертизе и мониторинге состояния лесных экосистем [Арефьев, 1998а, 2001а, 2003в; Начальный этап..., 2002; Функциональное зонирование..., 2003; и др.]. Помимо утилитарного плана ее можно рассматривать как еще одну иллюстрацию удивительной цельности мироздания в его огромном разнообразии.

В заключение можно привести мнение Б. Мурри, анализировавшего существенные различия исследовательского подхода в разных областях естественных наук на примере биологии и физики: «Экологи-теоретики без особого внимания относятся к работам экологов-эмпириков и наоборот. Биология и физика одинаково сложны, но физики склонны упрощать картину и выявлять закон в “чистом виде”, а биологи, напротив, усложняют и вдаваться в детали» [Murty, 1992, p. 954].

Глава 8

О СИСТЕМНОМ ПОДХОДЕ К ОХРАНЕ РЕДКИХ ВИДОВ ГРИБОВ

В основу настоящей главы положен анализ состава охраняемых грибов Уральского федерального округа по результатам издания полной серии Красных книг входящих в него субъектов, предложенный профессором В.А. Мухиным. Основные положения проведенного анализа были опубликованы в нашей

совместной статье [Мухин, Арефьев, 2006]. Ниже приводится детализация важнейших его моментов, а также некоторые дополнительные аспекты проблемы с точки зрения автора.

В соответствии с Законом Российской Федерации «Об охране окружающей природной среды» для охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов, контроля за их состоянием, организации научных исследований, разработки и осуществления мер по сохранению и восстановлению данных видов наряду с Красной книгой Российской Федерации учреждены Красные книги ее субъектов. Этим фактически положено начало построению единой иерархической системы Красных книг России, составляющих ведущий инструмент сохранения биоразнообразия на ее территории. Федеральные округа РФ, объединяющие близкие в хозяйственном и природно-географическом отношении субъекты федерации, образуют закономерное звено при управлении экологической ситуацией в крупных, уровня биома, природных комплексах. При этом управление такими массивными естественными блоками смещается в область принятия комплексных стратегических решений, координирующих развитие автономных взаимодополняющих территориальных компонентов в рамках единой устойчивой (под)системы. Ценный опыт в этом плане дал выход в свет полной серии региональных Красных книг Уральского федерального округа (УФО), включающего Свердловскую, Челябинскую, Курганскую, Тюменскую области, Ханты-Мансийский (ХМАО) и Ямало-Ненецкий (ЯНАО) автономные округа с общей площадью почти 1800 тыс. км². Во всех этих документах, за исключением Красной книги сравнительно небольшой по площади Курганской области [2002], приведены списки видов грибов, которые и являются предметом настоящего анализа.

В плане характеристики микобиоты территория УФО на первый взгляд представляется весьма неоднородной, поскольку включает в себя Уральскую горную страну, фрагмент равнинного южного Предуралья и обширную Западно-Сибирскую равнину, причем во всем диапазоне широтно-зональных условий от тундры до лесостепи. Вместе с тем прослеживается и значительное единство микобиоты всей этой территории в плане ее формирования в период голоцена и факторов ее современной антропогенной трансформации. Это единство во многом определяется доминирующим влиянием Уральской горно-таежной страны, отличающейся сравнительно высоким разнообразием грибов, в частности ксилотрофов [Степанова-Картавенко, 1967]. Видовое богатство горно-таежной биоты, включающей ряд реликтовых форм грибов [Мурашкинский, 1939; Мухин, 1993], связано как с ее большей древностью по сравнению с исторически производной от нее биотой равнинной тайги [Толмачев, 1943], так и с характерным для горных областей большим разнообразием экологических ниш, а также большей интенсивностью видообразовательных процессов.

Равнинную тайгу, примыкающую к Уральскому хребту по обе стороны, можно во многом рассматривать как обедненный вариант горной тайги, генетически с нею связанный и, вероятно, поныне сохраняющий подпитку горно-таежным разнообразием, уменьшающуюся по мере удаления от Урала. В качестве наиболее обедненного регионального варианта следует рассматривать

равнинную микобиоту Тюменской области, развивающуюся в сравнительно однообразных и суровых условиях (континентальность климата, заболоченность, обширные пожары), значительно удаленную от других источников биоразнообразия (горы Южной Сибири) [Арефьев, 1994], однако не лишенную ряда видов, относящихся к восточно-азиатскому и даже американскому геоэлементам [Мухин, 1993]. Случаи нахождения *Lentinus martianoffianus* в зоне южнотаежного гидротермического оптимума этой территории указывают даже на возможность эндемизма, вероятно обусловленного характерным для региона и в историческом прошлом пирогенным фактором [Дунин-Горкавич, 1996]. Обычными видами на горячих становятся редкие в других смежных регионах *Russulorhizus cinnabarinus*, *Steccherinum murashkinskyi*, *Climacodon pulcherrimus*. На длительно не затронутых пожарами дренированных лесных участках развиваются микропопуляции видов, относимых к горно-таежным реликтам (*Ganoderma carnosum* и др.) [Мухин, 1993]. Все это показывает, что несмотря на невысокое фоновое разнообразие микобиоты данная территория может иметь высокую ценность в плане охраны некоторых редких видов.

Влияние форсированного нефте- и газопромыслового освоения территории Тюменской области в целом негативно влияет на состояние природных комплексов Западной Сибири, в частности на лесные экосистемы [Чижов, 1998], на разнообразие и своеобразие биоты древесных грибов [Мухин, 1993]. Однако в этих условиях наблюдается и расширение ареала ряда видов на север, прежде всего по импактным зонам объектов освоения [Арефьев, 1996б, 1997б, 2000б]. В частности, некоторые редкие для региона неморальные виды (*Antrodia foliaceodentata*, *Spongipellis spumeus* и др.), очевидно, способны распространяться вплоть до Среднего Приобья вдоль дорог и по другим антропогенным территориям [Арефьев, 2001а], отличающимся более мягким субклиматом [Арефьев, 1998а]. Подобные неморальные компоненты микобиоты более характерны для территорий, прилегающих к Уралу с запада, в частности для Челябинской области [Степанова-Картавенко, 1967], где протекает восточная граница неморальных лесообразователей, из которых за Урал проникает только липа. К числу редких грибов Тюменской области относятся и южные фитопатогенные ксилотрофы (*Oxyporus populinus*, *Climacodon septentrionalis*, *Polyporus squamosus*, *Phaeolus schweinitzii*, *Laetiporus sulphureus* и др.), единично встречающиеся в старых разреженных лесах паркового типа, весьма показательны встречи таких видов в городских насаждениях, в частности в Тюмени [Арефьев, 1997в].

В широтно-зональном направлении на север и юг от зоны гидротермического оптимума Урала и Западно-Сибирской равнины происходит закономерное уменьшение разнообразия грибов, при этом многие термофильные грибы становятся зонально-редкими на севере региона, а гигрофильные и ассоциированные с темнохвойными породами грибы — в его лесостепной зоне. Подобные закономерности изменения микобиоты региона, имеющие значение в ее охране, на уральских материалах отмечены Н.Т. Степановой-Картавенко [1967], на западно-сибирских материалах они подробно описаны В.А. Мухиным, им же был составлен предварительный список редких ксилотрофных грибов региона [Мухин, 1993; Mukhin, 1993]. Позднее сеть микологических изы-

сканий на территории региона была уплотнена и расширена, особенно в восточной его части [Арефьев, 1986, 1994, 1996а, б, 1997в—д, 1998а, 2000а, б, 2001а, б, г, д, 2002а, г, д, 2003а, 2004а, 2005б; Природная среда..., 1995, 2000; Arefyev, 1996, 1998; Арефьев, Муканова, 1999; Арефьев, Елистратова, 2004; Гашев и др., 1997а, б; Гашев и др., 1998; Начальный этап..., 2002; Природа биостанции..., 2005; Ставищенко, 2000б, 2002а, б; Ставищенко, Мухин, 2002; и др.].

Первой вышла в свет Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области) [1996], затем Ямало-Ненецкого [1997] и Ханты-Мансийского автономных округов [2003], затем Тюменской области в целом [2004]. Наконец, в 2006 г. прошла презентация Красной книги Челябинской области [2005]. В.А. Мухин выступил в качестве научного редактора и составителя всех указанных изданий, автор настоящей работы был основным составителем Красных книг ХМАО и Тюменской области, в составлении списков по различным регионам УФО приняли участие Л.Г. Переведенцева, И.В. Ставищенко, А.Г. Ширяев и др.

За этот значительный промежуток времени подходы к классификации охранных статуса видов претерпели некоторые изменения, нашедшие отражение как в международных и российских документах [IUCN Red List Categories, 1994, 2000; и др.], так и в нормоприменительной практике. С этим связаны некоторые особенности описания видов, принятые в отдельных рассматриваемых изданиях, которые, однако, вполне сводимы к содержанию Приказа Государственного комитета РФ по охране окружающей среды № 569 от 19.12.1997, из которого исходят последние по времени издания.

В соответствии с Приказом выделяются шесть охранных категорий видов: 0 — вероятно исчезнувшие с данной территории в новейшее время, I — находящиеся под угрозой исчезновения, II — уязвимые, неуклонно сокращающие численность и ареал, III — редкие, IV — неопределенные по статусу, недостаточно изученные, V — восстанавливающиеся до относительно безопасного уровня. В Красных книгах Среднего Урала и ХМАО 0 и V категории опускаются, так как там не отмечено и грибов, которые следовало бы отнести к этим категориям. В приложении к Красной книге ЯНАО вводится дополнительный список видов, состояние которых требует особого внимания; большинство вошедших в него видов грибов, по сути, можно отнести к IV категории.

Следует отметить, что при имеющихся различиях уровень единообразия критериев и форм описания грибов в региональных Красных книгах УФО на порядок выше, чем, например, в подобного рода практике различных европейских стран [Knudsen, Vesterholt, 1990; Karström, 1992; Jong, 1992; Bendiksen, Hoiland, 1992; Rote Liste..., 1992, 1996; Wojewoda, Ławrinowich, 1992; Kotiranta, Niemelä, 1993, 1996; Rodlistade..., 1995; Red data book..., 1998; Dahlberg, Croneborg, 2003; и др.]. Имеется практика, когда охранные списки грибов формируются в виде отдельных изданий и по особым критериям в силу значительной специфики грибов по сравнению с более традиционными объектами охраны биоразнообразия, такими как позвоночные животные или сосудистые растения. Предпринятый в рассматриваемых изданиях унифицированный подход, требующий при практическом использовании Красной книги минимума спе-

циальных знаний, во многом более целесообразен, однако некоторые особенности микологических объектов были в нем учтены.

В частности, список ограничен макромицетами, как правило образующими достаточно крупные, хорошо дифференцированные плодовые тела, сведения о распространении и численности которых наиболее полны и объективны. Виды с мелкими плодовыми телами в силу меньшей регулярности их образования, меньшей вероятности обнаружения и меньшей изученности на современном этапе бывает сложно отнести к той или иной охранной категории. Перегруженность Красной книги подобными видами в рамках IV категории может привести к ее «инфляции» как нормативного документа, подмене ее реальных природоохранных задач задачами научного исследования. Нецелесообразно было также включение в нее грибов с сомнительным или «неустоявшимся» таксономическим статусом, в частности многочисленных «новых» видов из состава слабо дифференцированных «микровидовых» комплексов, при необходимости охраны которых возможно их расширительное толкование *sensu lato**. Следует помнить, что, являясь по природе своей биологическими деструкторами, грибы часто бывают связаны с процессами деградации экосистем, их органического загрязнения и антропогенной трансформации. В этом плане определенной осторожности требует включение в охранные списки ряда рудеральных или несвойственных региону видов, например из числа капрофилов или ксилотрофов, обнаруживаемых в антропогенных местообитаниях. Такие виды сами могут становиться биозагрязнителями, способными нанести урон местной биоте [Колонин и др., 1992; Ижевский, 1995; Арефьев, 1997д]. Очевидно, их региональная редкость — не достаточное условие для включения в охранный список.

Спорным моментом является включение в Красные книги редких фитопатогенных грибов. Оно должно быть результатом многопланового научного анализа, выходящего за сферу охраны биоразнообразия. Например, большинство редких в пределах УФО стволовых паразитов из числа трутовых грибов целесообразно включать в региональные Красные книги, поскольку они практически не затрагивают лесов эксплуатационного фонда, а в старых парковых насаждениях развиваются на растущих деревьях в течение десятилетий, не вызывая их гибели. Более того, такие грибы являются показателями уникальных в лесорастительном и эстетическом отношении насаждений, часто соответствующих уровню памятников природы, что совмещает задачи охраны биоразнообразия и биоиндикации; подобное совмещение успешно практикуется, например, скандинавскими микологами [Karström, 1992; Kotiranta, Niemelä, 1993, 1996; Signalarter..., 2000]. Часто сопряженность регионально-редкого вида с уникальными природными комплексами региона является решающим критерием его включения в региональную Красную книгу. Такой подход противостоит не вполне ясному с экологических позиций отношению к региональной Красной книге [Yurchenko, 2002], при котором формальное включение в нее всех видов, спонтанно иррадиирующих в данный регион из основной части ареала, не имеет никакого значения для их сохранения ни на местном, ни на глобальном уровнях.

* В широком смысле (лат.).

Опыт составления региональных Красных книг УФО позволил если не полностью избежать некоторых упущений на современном этапе, то хотя бы обеспечить необходимую базу для дальнейшей оптимизации охраны биоразнообразия грибов в данной части России. Всего по УФО в Красные книги вошло 73 вида грибов (табл. 34), из них в основных списках 58.

Таблица 34

Виды грибов, включенные в региональные Красные книги Уральского федерального округа

Таксон грибов	Статус вида в региональных Красных книгах					
	ЯНАО	ХМАО	Тюмен- ская область	Сверд- ловская область	Курган- ская область	Челя- бинская область
1	2	3	4	5	6	7
ASCOMYCETES						
PEZIZALES						
Sarcoscyphaceae						
<i>Sarcosoma globosum</i> (Schmiedel) Casp.		III	III	III		
BASIDIOMYCETES						
AGARICALES						
Agaricaceae						
<i>Macrolepiota procera</i> (Scop.: Fr.) Singer				III		
Cortinariaceae						
<i>Cortinarius violaceus</i> (Fr.) Fr.		III	III	III		III
BOLETALES						
Boletaceae						
<i>Boletinus asiaticus</i> Singer				III		III
<i>Leccinum percandidum</i> (Vassilk.) Watl.		III	III	III		
CANTHARELLALES						
Albatrellaceae						
<i>Albatrellus syringae</i> (Parmasto) Pouzar	Доп.					
Sparassidaceae						
<i>Sparassis brevipes</i> Krombh.						III
<i>S. crispa</i> (Wulfen: Fr.) Fr.		+	III	III		
CORIOLALES						
Coriolaceae						
<i>Coriolopsis trogii</i> (Berk.) Domański	Доп.	+	+	+	+	+
<i>Datronia scutellata</i> (Schwein.) Gilbertson et Ryvarden	II	IV	III	+		
<i>Lenzites warnieri</i> Durieu et Mont.						III
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.: Fr.) P. Karst.	III	+	+	+	+	+
<i>Trametes cervina</i> (Schwein.) Bres.	III	IV	III	+	+	+
<i>T. ljubarskyi</i> Pilát		IV	III			
<i>T. suaveolens</i> L.: Fr.	Доп.	+	+	+	+	+
FOMITOPSIDALES						
Fomitopsidaceae						
<i>Daedalea quercina</i> Fr.				III		IV

Продолжение табл. 34

1	2	3	4	5	6	7
<i>Fomitopsis cajanderi</i> (P. Karst.) Kotl. et Pouzar	III	+	+	III		
<i>Laricifomes officinalis</i> (Vill.: Fr.) Kotl. et Pouzar	I	II	II	III		II
<i>Leptoporus mollis</i> (Pers.: Fr.) Quél	III	III	III	+		
Phaeolaceae						
<i>Amylocystis lapponica</i> (Romell) Bondartsev et Singer	III	III	III	III		II
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.: Fr.) Murrill	I	III	III	+	+	+
<i>Phaeolus schweinitzii</i> (Fr.) Pat.		III	+	+	+	+
<i>Postia hibernica</i> (Berk. et Broome) Jülich	Доп.	+	+			
<i>P. placenta</i> (Fr.) M.J. Larsen et Lombard	Доп.	+				
<i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk	III	III	III	+		
GANODERMATALES						
Ganodermataceae						
<i>Ganoderma lucidum</i> (Fr.) P. Karst.	I	III	III	III		III
GOMPHALES						
Clavariodelphaceae						
<i>Clavaria zolingeri</i> Lév.						II
<i>Clavariadelphus pistillaris</i> (L.: Fr.) Donk	+	+	III	+	+	III
<i>C. truncates</i> (Quél.) Donk						III
Gomphaceae						
<i>Ramaria decurrens</i> (Pers.) R.H. Petersen						II
<i>R. flavescens</i> (Schaeff.) R.H. Petersen						III
<i>R. rubella</i> (Schaeff.) R.H. Petersen						III
HERICIALES						
Echinodontiaceae						
<i>Laurilia sulcata</i> (Burt. In Peck) Pouzar	Доп.	+				
Hericiaceae						
<i>Hericum coralloides</i> (Scop. Ex Fr.) S.F. Gray	+	III	III	III		III
HYMENOGAETIALES						
Inonotaceae						
<i>Inocutis dryophila</i> (Berk.) Fiasson et Niemelä						III
<i>Onnia leporina</i> (Fr.) H. Jahn.	+	IV	III	+	+	
<i>O. tomentosa</i> (Fr.) P. Karst.		+	III			III
Phellinaceae						
<i>Fomitiporia robusta</i> (P. Karst.) Fiasson et Niemelä						III
<i>Fuscoporia ferruginosa</i> (Schrad.: Fr.) Murrill						III
<i>Fuscoporia viticola</i> (Schwein.: Fr.) Murrill	Доп.	+	+	+	+	+
<i>Phellinidium ferrugineofusum</i> (P.Karst.) Fiasson et Niemelä	III	+	+	+	+	
<i>Phellopilus nigrolimitatus</i> (Romell) Niemelä, Wagner et M. Fscher	III	+	+	+		
FISTULINALES						

Продолжение табл. 34

1	2	3	4	5	6	7
Fistulinaceae						
<i>Fistulina hepatica</i> (Schaeff.: Fr.) Fr.						IV
HYPHODERMATALES						
Bjerkanderaceae						
<i>Abortiporus biennis</i> (Bull.: Fr.) Singer		III	III	+		
<i>Hapalopilus croceus</i> (Pers.: Fr.) Donk						II
<i>Ischnoderma resinosum</i> (Fr.) P. Karst. sensu lato	III	III	III	+		
<i>Spongipellis spumeus</i> (Sowerby: Fr.) Pat.		III	III			III
<i>Tyromyces alborubescens</i> (Bourdote et Galzen) Bondartsev			IV		+	
<i>T. fissilis</i> (Berk. et M.A. Curtis) Donk		IV	III	+		IV
Chaetoporellaceae						
<i>Antrodia foliaceo-dentata</i> (T.L. Nicol.) Gilbertson et Ryvarden		IV	IV			
<i>Diplomitoporus crustulinus</i> (Bres.) Domański	III	+	+			II
<i>Skeletocutis lilacina</i> A. David et Keller						III
<i>S. odora</i> (Sacc.) Ginns						II
<i>Skeletocutis stellae</i> (Pilát) Jean Keller	Доп.	+				
PERENNIPORIALES						
Perenniporiaceae						
<i>Haploporus suaveolens</i> (L.: Fr.) Donk		IV	III	+	+	+
PHALLALES						
Phallaceae						
<i>Mutinus caninus</i> (Huds.: Pers.) Fr.			III			
<i>M. ravenelii</i> (Berk. et M.A. Curtis) E. Fischer			III			
PHANEROCHAETALES						
Rigidoporaceae						
<i>Climacodon septentrionalis</i> (Fr.) P. Karst.		III	III	+	+	+
<i>Oxyporus populinus</i> (Schumacher: Fr.) Donk		III	III	+		+
POLYPORALES						
Lentinaceae						
<i>Lentinus martianoffianus</i> Kalchbr.		+	III			
Polyporaceae						
<i>Buglossoporus quercinus</i> (Schrader) Kotiranta et Pouzar						II
<i>Dichomitus squalens</i> (P. Karst.) D.A. Reid	Доп.	+	+	+	+	+
<i>Polyporus alveolaris</i> (DC.: Fr.) Bondartsev et Singer						III
<i>Polyporus pseudobetulinus</i> (Pilát) Thorn, Kotiranta, Niemelä	+	IV	III	+	+	
<i>P. squamosus</i> Huds.: Fr.	III	IV	III	+	+	+
<i>P. umbrellatus</i> Fr.				III		
<i>Rigidoporus crocatus</i> (Pat.) Ryvarden						II

Окончание табл. 34

1	2	3	4	5	6	7
SCHIZOPHYLLALES						
Schizophyllaceae						
<i>Mycoacia fuscoatra</i> (Fr.: Fr.) Donk	Доп.					
<i>Resupinatus trichotis</i> (Pers.) Singer	Доп.					
STEREALES						
Peniophoraceae						
<i>Peniophora laurentii</i> Lund.	Доп.					
<i>P. septentrionalis</i> Laurila	Доп.					
TRICHOLOMATALES						
Amanitaceae						
<i>Amanita muscaria</i> (L.: Fr.) Hooker	Доп.	+	+	+	+	+
Tricholomataceae						
<i>Lyophyllum ulmarium</i> (Bull.: Fr.) Kuchn.	Доп.					
Итого видов (в том числе по категориям):	30	25	31	13	—	30
I	3	—	—	—	—	—
II	1	1	1	—	—	9
III	11	16	29	13	—	18
IV	—	4	2	—	—	3
В дополнительном списке (~ IV)	15	—	—	—	—	—

Примечания: + вид отмечается на территории региона, но в Красную книгу не включен; I–IV — категория вида в Красной книге; Доп. — вид включен в дополнительный список Красной книги ЯНАО.

Каждая региональная Красная книга округа является отражением видового богатства грибов, степени их уязвимости в разных природных условиях под воздействием современных трансформирующих, прежде всего антропогенных, факторов, а также степени изученности различных экологических и систематических групп грибов. В последовавших Красных книгах других субъектов УФО регионально-редкие виды представлены шире, но в них также заметно преобладание ксилотрофных грибов как экологической группировки, традиционно наиболее изученной в регионе.

В Красную книгу Тюменской области [2004] в целом (включая автономные округа) включен 31 вид грибов, из которых 29 отнесены к категории редких (III), 2 (*Antrodia foliaceodentata* и *Tyromyces alborubescens*) в силу исключительно антропогенной приуроченности в регионе — к категории с неопределенным статусом (IV) и 1 — обитающий в северной части области на старых лиственных *Laricifomes officinalis* — к категории уязвимых (II).

По южной зоне Тюменской области, простирающейся по равнинам от лесостепи до южной тайги и соответствующей Свердловской области по размерам и широтному положению, разнообразие грибов в целом меньшее, но к числу охраняемых отнесено 23 вида. К указанным выше ксилотрофам добавляются редкие здесь горно-таежные трутовики *Leptoporus mollis*, *Pycnoporellus fulgens*, *Onnia leporina*, *Ischnoderma resinosa* sensu lato, *Polyporus pseudobetulinus*, свойственные неморальным лесам виды, в том числе обитающие на старых деревьях

Laetiporus sulphureus, *Spongipellis spumeus*, *Haploporus suaveolens*, *Climacodon septentrionalis*, *Oxyporus populinus*, *Polyporus squamosus*, отмеченные на мертвой древесине в антропогенных местообитаниях *Tyromyces alborubescens*, *Antrodiella foliaceodontata*, *Trametes ljubarskyi*, редкий в Евразии характерный для раневой древесины *Trametes cervina*, почвенно-подстилочный *Clavariadelphus pestillaris* и найденные в городских парках капрофильно-гумусовые *Mutinus caninus*, *M. venelii*.

В составленную годом ранее предыдущей Красную книгу ХМАО [2003], территория которого приходится преимущественно на среднюю часть таежной зоны, включено 25 видов грибов. Несколько не вошедших в нее видов общеобластного списка включены в следующую редакцию Красной книги округа. Большинство (16) ныне включенных видов также отнесено к III категории. Ряд найденных в антропогенных условиях или единично отмеченных грибов отнесен к IV категории, объем которой возрос до 9 видов (*Trametes cervina*, *Antrodiella foliaceodontata*, *Datronia scutellata*, *Trametes ljubarskyi*, *Tyromyces fissilis*, *Polyporus squamosus*, *P. pseudobetulinus*, *Haploporus suaveolens*, а также *Onnia leporina*). Ко II категории отнесен *Laricifomes officinalis*. Преобладают ксилотрофы; микоризные шляпочные грибы представлены только двумя известными по Красной книге РСФСР видами (*Cortinarius violaceus* и *Leccinum percandidum*), аскомицеты — почвенно-подстилочным *Sarcosoma globosum*.

В Красной книге ЯНАО [1997] весь основной список из 15 видов составляют ксилотрофы, из них II отнесены к III категории. В связи с наиболее суровыми природно-климатическими условиями и форсированным нефтегазопромысловым освоением территории возрастает доля видов высокого охранного статуса. Один вид, относящийся к берингийскому геоэлементу (*Datronia scutellata*), включен во II категорию, три вида — в I категорию: это *Laricifomes officinalis*, обитающий в резко сокративших свои площади старых лесах, собираемый населением вследствие своей заметности и лекарственных свойств, а также *Ganoderma lucidum* и *Laetiporus sulphureus*, представленные единичными особями или микропопуляциями на северном пределе своего ареала. К редким видам ЯНАО, отсутствующим в общеобластных списках, отнесены довольно обычные в более южных таежных лесах *Fomitopsis cajanderi* и *Phellinidium ferrugineofuscum*, горно-таежный *Phellopilus nigrolimitatus*, практически отсутствующий в неповрежденных лесах пирогенный *Psycoporus cinnabarinus*, а также внесенный в охранные списки ряда европейских стран резупинатный *Diplomitoporus crustulinus*, весьма свойственный американским темнохвойным лесам. В дополнительный список, данный в приложении к Красной книге, также вошли многие виды, охраняемые в европейских странах, некоторые из них на территории УФО весьма обычны, особенно в среднетаежной и южной его частях (*Coriolopsis trogii*, *Trametes suaveolens*, *Postia hibernica*, *Dichomitus squalens*, *Fuscoporia viticola*), другие могут быть отнесены к редким на равнинах горно-таежным видам (*Postia placenta*, *Skeletocutis stellae*). Есть в нем и показательные в микogeографическом отношении виды, найденные в регионе только в условиях слабой конкуренции на избыточном северном пределе лесной растительности (*Mycoacia fuscoatra*, *Resupinatus trichotis*, ассоциированный с лиственницей *Laurilia sulcata*, антропофильный кладбищенский *Albatrellus syringae*, а также представляющие американ-

ский геоэлемент *Peniophora laurentii* и *P. septentrionalis*). В качестве примера регионально-редкого вида, имеющего индикаторное значение, в ЯНАО может рассматриваться *Amanita muscaria*. В рамках принятой ныне классификации большинство названных видов могут быть условно отнесены к IV категории или по результатам новых исследований исключены из следующего издания Красной книги.

Существенным упущением при подготовке серии региональных Красных книг УФО стало отсутствие раздела, посвященного грибам, в Красной книге Курганской области [2002], явившееся результатом не отсутствия нуждающихся в охране видов или полной неизученности микобиоты данной территории, а недостаточной координации работы природоохранных служб на уровне федерального округа. Большая часть территории Курганской области лежит в пределах подтаежной и лесостепной природных зон равнинного Зауралья за пределами его гидротермического оптимума, вследствие чего можно предполагать сравнительно невысокое богатство микофлоры, особенно лесной, что видно на примере проведенных здесь исследований ксилотрофных грибов [Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993]. Вместе с тем на территории области найдены некоторые южные виды, чрезвычайно редкие или даже не отмеченные в других частях УФО и всей России (*Trametes tephroleuca*, *Pilatoporus epileucinus*, *Tyromyces alborubescens*). Вероятнее всего, требуют охраны отмеченные здесь *Trametes cervina*, *Laetiporus sulphureus*, *Onnia leporina*, *Phellinidium ferrugineofuscum*, *Polyporus pseudobetulinus*, *P. squamosus*, *Clavariodelphus pestillaris*, часть этих видов связана с природным комплексом реликтовых сосновых боров лесостепной зоны. Несомненно, названные виды и ряд других грибов должны быть включены в новое издание Красной книги Курганской области, что делает актуальным ведение дополнительных микологических изысканий на ее территории в ходе подготовительных работ.

Выход в свет новых изданий региональных Красных книг или дополнительных списков к ним на территории УФО предполагается с периодичностью в 5–10 лет. Так, работы над новой редакцией Красной книги ХМАО начались уже в 2005 г., в связи с чем планируется проведение экспедиционных изысканий в ранее не обследованных его районах, углубленных исследований на особо охраняемых территориях. Уже сейчас можно предполагать включение в охранный список грибов ХМАО таких видов, как *Clavariodelphus pestillaris*, *Sparassis crispa*, *Lentinus martianoffianus*, *Onnia tomentosa*, *Rigidoporus crocatus*, *Osteina obducta*, *Postia persicina*, *Polyporus badius*. По южной зоне области в дополнительный охранный список должны войти найденные там недавно единично отмеченные в России *Tyromyces fumidiceps*, *Junghuhnia semisupiniforme*. В 2009 г. проведена капитальная ревизия Красной книги ЯНАО, после издания которой прошло уже более 10 лет.

Общей задачей дальнейшего ведения региональных Красных книг УФО должно стать освещение ранее слабо исследованных на его территории групп грибов, в частности шляпочных, гастеромицетов, макромицетов из числа сумчатых грибов, а также грибоподобных организмов, прежде всего миксомицетов. При включении регионально-редких форм, не вошедших в списки более высокого иерархического уровня (РФ, МСОП, СИТЕС), акцент, вероятно, должен

делаться на исторически или, по крайней мере, ценотически свойственные регионам виды, характеризующие не формальное, а системное биоразнообразие региона, его биологическое своеобразие, которое в соответствии с Конвенцией ООН о биологическом разнообразии и обеспечивает вклад региона в сохранение биоразнообразия на всех уровнях организации биосистем, включая уникальные природные комплексы [Коптюг, 1992; Мэгарран, 1992]. Такой подход, как уже говорилось, прослеживается в разработках скандинавских микологов [Kotiranta, Niemelä, 1996; и др.]. И хотя не всегда просто определить роль вида в системном биоразнообразии региона, в сохранении его уникальных природных комплексов, оценка значения региона в сохранении вида необходима. Она может быть сделана при предварительном зонировании ареала вида по категориям охранности, аналогичным принятым выше категориям. Такая процедура на максимально масштабном географическом уровне актуальна для всех видов грибов, включаемых или уже включенных не только в Красные книги УФО, но и во все прочие охранные списки. Зонирование охранного статуса грибов внутри их видовых ареалов может рассматриваться и как крупная самостоятельная задача, чрезвычайно облегчающая составление и ведение региональных охранных списков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ксиломикокомплекс березы (*Betula*-комплекс) является одним из крупнейших естественных компонентов биоты дереворазрушающих грибов умеренной зоны Северного полушария, практически полностью ее пронизывающим. Он соотносится с ксиломикобиотой в целом как фрактал и может рассматриваться в любом синтаксономическом масштабе. На березе отмечено более 160 видов афиллофороидных макромицетов (в Западной Сибири 67 видов), включая большинство мультирегиональных и бореальных, а также ряд неморальных видов. Существует та или иная вероятность обитания на древесине березы прочих ареалогически перекрывающихся с ней видов ксиломикобиоты, что позволяет рассматривать в рамках данного ксиломикокомплекса практически весь циркумполярный состав данного филума — около 300 видов. Эти характеристики делают *Betula*-комплекс афиллофороидных макромицетов весьма репрезентативным при исследовании фундаментальных закономерностей организации биоты дереворазрушающих грибов в целом.

Betula-комплекс в отличие от ксиломикокомплексов большинства других древесных пород характеризуется наиболее четкой субстратной дифференциацией. Она определяется специфическими свойствами березовой коры, сохранностью ее защитной функции (барьерно-субстратный фактор) и соответственно разными путями проникновения грибов в древесину, что, в свою очередь, связано с ценотическим статусом дерева и причиной его гибели. Важнейшими факторами дифференциации являются также объемные характеристики субстрата (соотносимые с автономностью его гидротермического режима) и стадия разложения древесины. Имеют значение пространственное положение субстрата, его контакт с почвой, коадаптация видов грибов в сукцессии, особенности древесины, связанные с условиями роста дерева, видовые особенности древесины внутри рода *Betula*.

На субстратную дифференциацию ксиломикокомплекса накладывается его дифференциация по гидротермическому градиенту внешней среды, наиболее отчетливо проявляющаяся на широтно-зональном уровне. Игрет роль также дифференциация по географической долготе, имеющая как климатические, так и более глубокие флорогенетические причины. Географическая дифференциация ксиломикокомплекса усиливается от лесотундры к неморальным лесам, но не носит абсолютного характера вследствие широчайшего распространения проагул грибов.

В качестве наиболее простого микологического метода оценки состояния леса в экологической практике на региональном уровне хорошие результаты дает сопоставление состава конкретного ксиломикоценоза (и входящих в него

субстратных группировок) с широтно-зональным спектром ксиломикоком-плекса, а также с эталонными типами ксиломикоценозов.

Стандартные статистические подходы к анализу ксиломикокомплекса (корреляционный, кластерный анализ) не достаточны для построения единой модели его организации. В разных эколого-географических условиях они показывают разную биогеоценотическую приуроченность вида, существенные изменения характера его отношений с другими видами; на высоких уровнях обобщения границы плеяд и кластеров размываются. Очевидно, что стандартного алгоритма целостного отображения ксиломикокомплекса не существует, но отдельные известные методики могут использоваться на предварительном этапе обобщения. По мере увеличения уровня обобщения разрабатываемая модель постепенно эволюционирует от простых ограниченных эмпирико-статистических форм к сложным саморазвивающимся, в определенном смысле повторяя процесс развития ксиломикобиоты.

Отображение структуры ксиломикокомплекса — единая многомерная открытая матрица, принципами координации видов в которой являются минимальная достаточность («бритва Оккама»), экологическая сопряженность ближайшего элемента, экологический континуум (градиентность численного распределения видов), морфологический континуум (градиентность параметров базидиом), периодичность (цикличность), таксономическая и синонимическая близость видов.

Основными факторами, определяющими координацию видов в матрице, являются:

- 1) степень автономности внутренней среды древесного субстрата (отображается комплементарными слоями стволовых и периферийных видов);
- 2) изменение состояния древесного субстрата в ходе его разложения (отображается комплементарными слоями первичных и вторичных в сукцессии видов);
- 3) гидротермические условия внешней среды (отображаются в каждом из слоев замкнутым четырехчленным циклом видов: мезофильных — термофильных — эврибионтных — гигрофильных — мезофильных);
- 4) барьерно-субстратный фактор (отображается открытым пятичленным циклом видов от типично транскортикальных до типично раневых в каждом из слоев).

Сочетание гидротермического и барьерного циклов образует в каждом слое несколько экоморфологических периодов, обусловленных дополнительными факторами:

- 1) пространственным положением субстрата;
- 2) контактом субстрата с почвой;
- 3) особенностями древесины, связанными региональными или биотопическими условиями роста деревьев, их видовой принадлежностью внутри рода *Betula*;
- 4) флорогенетическими особенностями.

Развернутая в двухмерной плоскости матрица ксиломикокомплекса представляет собой упрощенное отображение нелинейного объекта комплексной плоскости, имеющего свойства фрактала. Матричные слои и циклы имеют сложную пространственную конфигурацию, взаимопереходы и взаимопроник-

новения, различную масштабность ячеек, задаваемую численностью соотносимых с ними видов. Слойм свойственны также спонтанные дихотомические ветвления, от которых прослеживаются градиентные переходы к другим филумам дереворазрушающих грибов. Образующим элементом фрактала является простая матрица, определяемая сочетанием пятичленного барьерно-субстратного и четырехчленного гидротермического циклов.

При сворачивании матрицы и наложении ее циклических структур друг на друга в рамках единой базовой проекции все таксономические группы грибов надвидового ранга образуют закономерно локализованные единые слитные блоки. Такая проекция матрицы ассоциируется с горизонтальной (экологической) проекцией филогенетического древа, каждая ветвь которого занимает свою нерасчлененную область проекции с наибольшей плотностью видов в центральной ее части. Вертикальная (эволюционная) проекция древа при этом не выстраивается, однако прослеживаются непрерывные цепочки видов, соответствующие современным филогенетическим представлениям. Периоды матрицы ассоциируются с сериями видов, заполняющими серии ячеек (ниш) циклически структурированного экологического пространства при его эволюционном освоении ближайшими таксонами грибной филемы.

Таким образом, структура ксиломикобиоты определяется не филогенетически, а экологически как упорядоченность (серийность) экологических ниш грибов, соответствующая упорядоченной структуре древостоя в их развитии в условиях зонально-географической упорядоченности. Филогенетические линии грибов лишь пронизывают эту структуру, в конкурентной борьбе занимая ниши и используя их в качестве форпоста для своего продолжения на новом аналогично структурированном уровне развития. Каждая освоенная филогенетической линией ниша соответствует виду. При этом строгого порядка в освоении ниш разными филогенетическими линиями грибов не существует: они осваивают разные по величине, более или менее компактные, часто взаимопроникающие блоки экологических ниш.

Обладея свойствами фрактала, вписанного в природную иерархию фракталов, структура ксиломикоценоза березы в закодированной форме повторяет в себе интегральную структуру березового древостоя (в его развитии в различных эколого-географических условиях). В этой иерархии структура ксиломикоценоза является отражением структуры леса в наслаивающейся естественной последовательности отражений (оболочек геосферы): почва — лес — ксиломикобиота — матричная модель ксиломикобиоты. Причем структура ксиломикобиоты весьма детально отражает структуру древостоя, что позволяет на основе матричной модели рассчитать параметры древостоя.

В основе расчета показателей древостоя находятся закономерная ассоциация матричного положения вида с состоянием древостоя и принцип сворачивания (обратного развития) матричной модели до двоичных структур в различных направлениях:

1) «Лес — не лес (редколесье)», при этом по доле лесных видов грибов определяется показатель бонитета насаждения;

2) «Молодняк — спелый лес», при этом аналогично рассчитывается показатель возраста древостоя;

3) «Сомкнутый древостой — валежник (вырубка)», при этом рассчитывается сомкнутость. Остальные показатели рассчитываются по известным в лесной таксации закономерностям; индексные показатели калибруются в абсолютные. Методика расчетов сравнительно проста и в силу чувствительности структуры ксиломикоценоза может быть использована в тонкой индикации и мониторинге состояния леса.

Филогенетический анализ матричной модели и расчет на ее основе показателей древостоя являются независимыми доказательствами адекватности предложенной единой системы организации и анализа ксиломикокомплекса.

Системный анализ списков грибов, включенных в Красные книги субъектов Уральского федерального округа, показывает, что они отражают его природно-административное единство и показывают необходимость выстраивания единой иерархической системы Красных книг России, а также необходимость указания значимости региона в охране тех или иных видов грибов на региональном, национальном и глобальном уровнях. При включении регионально-редких форм, не вошедших в списки более высокого иерархического уровня (РФ, МСОП, СИТЕС), акцент, вероятно, должен делаться на исторически или, по крайней мере, ценотически свойственные регионам виды, характеризующие не формальное, а системное биоразнообразие региона, его биологическое своеобразие, которое в соответствии с Конвенцией ООН о биологическом разнообразии и обеспечивает вклад региона в сохранение биоразнообразия на всех уровнях организации биосистем, включая уникальные природные комплексы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Агафонов Н.И. Повреждение свежезаготовленной древесины березы при хранении на лесосеке и разработка способа биоэкологической защиты: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск: УЛТИ, 1990. 22 с.
- Агафонов Л.И. Индикация изменений гидрологического режима Нижней Оби методом древесно-кольцевого анализа // Экология. 1998. № 5. С. 354–361.
- Адо Ю.В. Влияние внешних условий на рост мицелия грибов — разрушителей древесины // Тр. Архангел. лесотех. ин-та. 1955. С. 45–65.
- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 423 с.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципа классификационных систем в различных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 522 с.
- Арефьев С.П. Комплексы видов ксилотрофных грибов на древесине березы // Ботанические исследования на Урале: Инф. материалы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986а. С. 3.
- Арефьев С.П. Пораженность кедров ксилотрофными грибами в Ханты-Мансийском районе // Леса и лесн. хоз-во Зап. Сибири: Сб. тр. Тюмен. ЛОС ВНИИЛМ. М., 1986б. С. 205–211. Деп. в ЦБНТИлесхоз, 1987, № 532-лх.
- Арефьев С.П. Схема разложения древесины кедров ксилотрофными базидиомицетами в среднетаежных лесах // Леса и лесн. хоз-во Зап. Сибири: Сб. тр. Тюмен. ЛОС ВНИИЛМ. М., 1988. С. 62–75. Деп. в ВНИИЦлесресурс, 1989. № 764-лх.
- Арефьев С.П. Ксилотрофные базидиомицеты, развивающиеся на кедре в Тюменской области // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 43–46.
- Арефьев С.П. Ксилотрофные грибы — возбудители гнилевых болезней кедров сибирского в среднетаежном Прииртышье // Микология и фитопатология. 1991. Т. 20, вып. 5. С. 419–425.
- Арефьев С.П. Консортивные связи ксилотрофных грибов с сосной сибирской // Экология. 1993. № 2. С. 85–88.
- Арефьев С.П. Оценка биологического разнообразия Западно-Сибирского региона (к принятой Конвенции ООН о биологическом разнообразии) // Западная Сибирь — проблемы развития. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1994. С. 87–91.
- Арефьев С.П. Ксилотрофные грибы кедровых лесов Тюменской области // Биоразнообразие Западной Сибири — результаты исследований. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1996а. С. 43–50.
- Арефьев С.П. Трансформация микобиоты в импакт-зонах городов Тюменского Севера и ее использование в биоиндикации // Освоение Севера и проблемы рекультивации: Тез. докл. III Междунар. конф. Сыктывкар, 1996б. С. 8–9.
- Арефьев С.П. Грибы Тюменской области // Ежегодник Тюмен. обл. краевед. музея: 1994. Тюмень, 1997а. С. 149–167.
- Арефьев С.П. Дендрологические и микологические критерии зонирования территории Тюменской области // Словцовские чтения — 97: Тез. докл. науч. конф. Тюмень: ТОКМ, 1997б. С. 155–157.
- Арефьев С.П. Консортивная структура сообщества ксилотрофных грибов города Тюмени // Микология и фитопатология 1997в. Т. 31, вып. 5. С. 1–8.

- Арефьев С.П. Оценка устойчивости кедровых лесов Западно-Сибирской равнины // Экология. 1997г. № 3. С. 149–157.
- Арефьев С.П. Распространение грибов-биоагрессоров при антропогенной трансформации западно-сибирской тайги // Финно-угорский мир: Состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды: Тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар, 1997д. С. 7.
- Арефьев С.П. Опыт микомониторинга в лесах Тюменского региона // Леса и лесн. хоз-во Зап. Сибири. Тюмень: Тюменский ун-т, 1998а. Вып. 6. С. 85–98.
- Арефьев С.П. Ординация патогенных дереворазрушающих грибов в системе Среда — Субстрат — Сукцессия // Биологическая и интегрированная защита леса: Тез. докл. Междунар. симп. М.; Пушкино, 1998б. С. 3–4.
- Арефьев С.П. Хронологическая оценка состояния кустарниковых тундр Ямала // Сибирский экол. журн. 1998в. № 3–4. С. 237–243.
- Арефьев С.П. Определение параметров устойчивости и развития лесных экосистем из соотношений базальных и маргинальных компонентов // Наука Тюмени на рубеже веков. Новосибирск: Наука, 1999а. С. 125–140.
- Арефьев С.П. Экологическая валентность и численность трутовых грибов Тюменской области // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов — тактика сохранения видового разнообразия и генофонда: Материалы IV регион. конф. Барнаул, 1999б. С. 167–169.
- Арефьев С.П. Грибы — индикаторы состояния лесных экосистем Сургутского района // Северный регион: Экономика и социокультурная динамика: Сб. тез. к Всеросс. науч. конф. Сургут, 2000а. С. 96–97.
- Арефьев С.П. Дереворазрушающие грибы — индикаторы состояния леса // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2000б. Вып. 1. С. 91–105.
- Арефьев С.П. Методология микоиндикации состояния лесных экосистем // Проблемы региональной экологии. Вып. 8: Материалы II Всеросс. конф. Томск, 2000в. С. 42–43.
- Арефьев С.П. Микологическая индикация состояния лесов и парков города Тюмени // Вестн. Тюменского гос. ун-та. 2000г. № 3. С. 119–126.
- Арефьев С.П. Оценка состояния леса при матричном сканировании вмещающего сообщества дереворазрушающих грибов // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: Итоги и перспективы: Материалы Междунар. науч. конф. Томск, 2000д. Т. 2. С. 15–16.
- Арефьев С.П. Признаки устойчивости леса при матричном сканировании вмещающего сообщества дереворазрушающих грибов // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН 1999 г. Тюмень, 2000е. Вып. 1. С. 93–97.
- Арефьев С.П. Дереворазрушающие грибы в экологическом мониторинге территории нефтяных месторождений Среднего Приобья // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2001а. Вып. 2. С. 67–85.
- Арефьев С.П. Дереворазрушающие грибы, наносящие ущерб постройкам и насаждениям города Тюмени // Окружающая среда: Тез. докл. 4-й Всеросс. науч.-практ. конф. Тюмень, 2001б. С. 126–128.
- Арефьев С.П. Зонально-географические закономерности при микоиндикации состояния лесов Тюменской области // Вестн. Тюменского гос. ун-та. 2001в. № 3. С. 105–112.
- Арефьев С.П. Ксилотрофные грибы кедровых лесов Западно-Сибирской равнины // Сибирский экол. журн. 2001г. № 6. С. 697–703.
- Арефьев С.П. Матричный анализ трансформации лесных экосистем г. Нового Уренгоя // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001д. С. 7–8.

- Арефьев С.П. Микологические показатели дигрессии леса // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН 2000 г. Тюмень, 2001е. С. 93–97.
- Арефьев С.П. Формирование устойчивых к гнилям кедровников в Западной Сибири // Лесн. хоз-во. 2001ж. № 6. С. 20–22.
- Арефьев С.П. Биологическое разнообразие дереворазрушающих грибов города Тюмени // Окружающая среда: Сб. статей к Всеросс. науч.-практ. конф. Тюмень, 2002а. С. 116–119.
- Арефьев С.П. Кластерный анализ зональных сообществ дереворазрушающих грибов Западной Сибири // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2002б. Вып. 3. С. 11–23.
- Арефьев С.П. Матричная микоиндикация состояния лесных экосистем // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России. М., 2002в. С. 42.
- Арефьев С.П. Микофлора привозной древесины на территории обустройства газоконденсатных месторождений полуострова Ямал // Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения: Материалы Междунар. конф. Архангельск, 2002г. Т. 1. С. 427–431.
- Арефьев С.П. О влиянии интродукции древесных видов и ввоза древесины на формирование сообществ ксилотрофных грибов // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН 2001 г. Тюмень, 2002д. С. 89–93.
- Арефьев С.П. Специализация дереворазрушающих грибов в связи с жизненным состоянием субстрата // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 5-й Междунар. конф. М., 2002е. С. 16–19.
- Арефьев С.П. Экологическая координация дереворазрушающих грибов (на примере консорции березы) // Микология и фитопатология. 2002ж. Т. 36, вып. 5. С. 1–14.
- Арефьев С.П. Исследования флоры и сообществ дереворазрушающих грибов Тарманского лесоболотного комплекса // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2003а. Вып. 4. С. 77–88.
- Арефьев С.П. О биологическом виде // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2003б. Вып. 4. С. 189–191.
- Арефьев С.П. Разработка экологической матрицы грибного сообщества и ее апробация при оценке состояния подтаежных лесов Западной Сибири // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН 2002 г. Тюмень, 2003в. Вып. 4. С. 127–132.
- Арефьев С.П. Система афиллофороидных грибов в зеркале экологии // Мусена. 2003г. Fasc. 3. Р. 4–46.
- Арефьев С.П. Дереворазрушающие грибы заказников подтаежной зоны Тюменской области // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004а. № 5. С. 28–40.
- Арефьев С.П. К анализу *Betula*-ксиломикомкомплекса // Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах: Материалы Междунар. науч. конф. Минск, 2004б. С. 9–17.
- Арефьев С.П. О фрактальной организации грибной биоты: (на примере ксилмикомкомплекса березы) // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004в. № 5. С. 41–64.
- Арефьев С.П. Оценка состояния лесных экосистем при сопоставлении ценогических группировок дереворазрушающих грибов с зональными типами // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН 2003 г. Тюмень, 2004г. Вып. 5. С. 137–146.
- Арефьев С.П. Воспроизведение параметров состояния и развития леса при фрактально-матричном анализе биоты дереворазрушающих грибов // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН 2004 г. Тюмень, 2005а. Вып. 6. С. 32–42.
- Арефьев С.П. Древесные грибы заказников юга Тюменской области // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2005б. № 6. С. 35–45.

- Арефьев С.П. Индикация состояния леса при анализе *Betula*-ксиломикокомплекса // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы VI Междунар. конф. — М.; Петрозаводск, 2005в. С. 20–26.
- Арефьев С.П. Структура биоты древесных грибов (Aphyllophorales) как интегральное отражение структуры и состояния древостоев // Грибы и водоросли в биоценозах: Материалы Междунар. конф. М., 2006. С. 22–23.
- Арефьев С.П. Сообщество дереворазрушающих грибов как отражение структуры и состояния леса // Сибирский экологич. журн. 2007. № 2. С. 235–249.
- Арефьев С.П. Использование широтно-зональных спектров видового состава ксиломикокомплекса при индикации состояния леса // Современная микология в России: Материалы 2-го съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2008. Т. 2. С. 216–217.
- Арефьев С.П. О развитии древесных грибов на несвойственных им видах древесных растений в Западной Сибири // Изучение грибов в биогеоценозах: Сб. материалов V Междунар. конф. (Пермь, 7–13 сент. 2009 г.). Пермь, 2009а. С. 21–24.
- Арефьев С.П. О ростовых факторах формирования устойчивых к гнилям кедровников // Хвойные бореальной зоны. 2009б. Т. 26, № 1. С. 82–87.
- Арефьев С.П., Елистратова Т.М. Дереворазрушающие грибы Верхне-Тазовского заповедника (бассейн р. Ратта) // ЯНАО. Научный вестник. Салехард, 2004. Вып. 2(13). Природа Верхне-Тазовского заповедника. С. 38–51.
- Арефьев С.П., Муканова А.А. К характеристике природных условий Ингальской долины // Экология древних и современных обществ: Тез. докл. научной конф. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1999. С. 16–19.
- Арефьев С.П., Мухин В.А. Структурно-функциональная организация ценоза ксилотрофных базидиомицетов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. IV Междунар. конф. М., 1997. С. 7–9.
- Астапенко В.В. Что такое микоценоз, фитоценоз и биоценоз с позиций системного подхода // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23, вып. 6. С. 505–509.
- Астапенко В.В., Кутафьева Н.П. Консортивные связи макромицетов с видами рода *Betula* L. // Микология и фитопатология. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 3–9.
- Балтаева Г.М. Трутовые грибы (сем. Polyporaceae, Ganodermataceae, Hymenochaetaceae) Узбекистана // Новости систематики низших растений. 1993. Т. 29. С. 32–36.
- Барсукова Т.Н. Ксилотрофные грибы Центрально-Черноземного биосферного заповедника // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 5. С. 1–7.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та. Биология. 1959. № 9. С. 142–152.
- Богатых Б.А. Фрактальные структуры живого и эволюционный процесс // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67, № 4. С. 243–255.
- Болота Западной Сибири: Их строение и гидрологический режим // Под ред. К.Е. Иванова, С.М. Новикова. Л.: Гидрометеиздат, 1976. 448 с.
- Бондарцев А.С. О новых грибах сем. Polyporaceae // Бот. материалы отдела споровых растений. М.; Л., 1940. Т. 5, вып. 1–3. С. 17–23.
- Бондарцев А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1102 с.
- Бондарцев А.С. Несколько интересных видов Polyporaceae Дальнего Востока // Бот. материалы отдела споровых растений. М.; Л., 1961. Т. 14. С. 198–206.
- Бондарцев А.С., Зингер Р.А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. II. Вып. 6. 38 с.
- Бондарцева М.А. Новые для Ленинградской области виды и формы Polyporaceae и Aporporiaceae // Новости систематики низших растений. 1964. С. 186–195.

- Бондарцева М.А. Факторы, влияющие на распространение афиллофоровых грибов по типам леса // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. С. 23–28.
- Бондарцева М.А. Принципы выделения жизненных форм у грибов // Экология. 1972. № 5. С. 52–57.
- Бондарцева М.А. К флоре трутовых грибов Сибири. 1. Трутовики Алтая // Новости систематики низших растений. 1973. Т. 10. С. 127–133.
- Бондарцева М.А. Жизненные формы базидиальных макромицетов // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 29–40.
- Бондарцева М.А. К флоре трутовых грибов Сибири. 2. Трутовики Иркутской области // Новости систематики низших растений. 1975. Т. 12. С. 192–196.
- Бондарцева М.А. Дереворазрушающие грибы Центрально-Лесного заповедника // Новости систематики низших растений. 1986. Т. 23. С. 103–110.
- Бондарцева М.А. Видовой состав, распространение в лесных биогеоценозах и экологическая функция дереворазрушающих трутовых грибов // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 90–139.
- Бондарцева М.А. Определитель грибов России: Порядок афиллофоровые. СПб.: Наука, 1998. Вып. 2. 391 с.
- Бондарцева М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 9–25.
- Бондарцева М.А. Адаптационные характеристики афиллофороидных грибов как показатель эволюционного уровня таксона // Современная микология в России: Тез. докл. Первого съезда микологов России. М., 2002. С. 30.
- Бондарцева М.А. Морфологические структуры грибов как отражение адаптивной эволюции // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-й Междунар. конф. М.; Петрозаводск, 2005. С. 43–49.
- Бондарцева М.А. Экоморфы грибов: Эволюция и конвергенция // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Сб. материалов VII Междунар. конф. Пермь, 2009. С. 28–32.
- Бондарцева М.А., Крутов В.И., Лосицкая В.М. Афиллофороидные грибы особо охраняемых природных территорий Республики Карелия // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 42–75.
- Бондарцева М.А., Крутов В.И., Лосицкая В.М. и др. Грибы заповедника «Кивач». Флора и фауна заповедников. М., 2001. Вып. 93. 90 с.
- Бондарцева М.А., Пармasto Э.Х. Определитель грибов СССР: Порядок афиллофоровые. Л.: Наука, 1986. Вып. 1. 192 с.
- Бондарцева М.А., Свищ Л.Г. Афиллофороидные грибы пробных площадей заповедника «Кивач» // Новости систематики низших растений. 1993. Т. 29. С. 37–42.
- Бондарцева М.А., Свищ Л.Г., Балтаева Г.М. Некоторые закономерности распространения трутовых дереворазрушающих грибов // Микология и фитопатология. 1992. Т. 26, вып. 6. С. 442–447.
- Бондарцева М.А., Уранчимэг Г. Афиллофоровые грибы Хэнтэйского района Монголии // Новости систематики низших растений. 1993. Т. 29. С. 42–44.
- Борисов А.А. Климаты СССР. Л.: Учпедгиз, 1959. 296 с.
- Боровиков А.М., Уголев Б.Н. Справочник по древесине / Под ред. Б.Н. Уголева. М.: Лесн. пром-сть, 1989. 296 с.
- Бородуля Э.И. Влияние некоторых факторов на рост окаймленного трутовика *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. в чистой культуре // Лесоведение и лесн. хоз-во. Минск, 1972. Вып. 6. С. 131–133.
- Брызгалов В.А. Дереворазрушающие грибы городских насаждений // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Материалы науч. конф. Екатеринбург, 1995. С. 21–22.
- Брындина Е.В. Изменение видовой структуры сообществ дереворазрушающих грибов в условиях промышленного загрязнения // Оптимизация природопользования и охрана окру-

- жающей среды Южно-Уральского региона: Тез. докл. науч. конф. Оренбург, 1998. С. 128–129.
- Булыгин Н.Е. Дендрология. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.
- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
- Бухгольц Ф.В. Материалы к морфологии и систематике подземных грибов (Tuberaceae и Gastromycetes gr. p.). Рига, 1902. 196 с.
- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
- Вакин А.Т., Полубояринов О.И., Соловьев В.А. Пороки древесины. 2-е изд. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 111 с.
- Валеева Э.И., Московченко Д.В., Арефьев С.П. Природный комплекс парка «Нумто». Новосибирск: Наука, 2008. 280 с.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
- Ванин С.И. Лесная фитопатология. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1955. 416 с.
- Василевич В.И., Ипатов В.С. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 6. С. 643–651.
- Васильев И.В. К систематике и географии берез // Бот. материалы Гербария Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1961. Т. 21. С. 93–103.
- Василяускас А.П. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Мокслас, 1989. 176 с.
- Василяускас Р., Стенлид Я. Биология и структуры популяций грибов раневого комплекса в древостоях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 76–133.
- Вахмистрова Т.В. Специализация настоящего и окаймленного трутовиков к диаметру древесного субстрата // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 505–508.
- Власенко В.А. Комплексный подход к использованию афиллофоровых грибов в качестве биоиндикаторов для оценки состояния лесных экосистем // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Сб. материалов VII междунар. конф. Пермь, 2009. С. 40–43.
- Волкова В.С. Стратиграфия и история развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. М.: Наука, 1977. 238 с.
- Ганбаров Х.Г. Эколого-физиологические особенности дереворазрушающих высших базидиальных грибов. Баку: Элм, 1989. 200 с.
- Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга: (на примере Тюменской области). Тюмень: Изд-во Тюмен. ун-та, 2000. 220 с.
- Гашев С.Н., Арефьев С.П., Казанцева М.Н. и др. Рекультивация нефтезагрязненных земель на юге Западной Сибири // Биологическая рекультивация нарушенных земель: Материалы Междунар. совещ. Екатеринбург: УРО РАН, 1997а. С. 49–54.
- Гашев С.Н., Казанцев А.П., Казанцева М.Н. и др. Естественное возобновление и санитарное состояние горельников в средней тайге Западной Сибири // Проблемы географии и экологии Западной Сибири. Тюмень: ТюмГУ, 1997б. Вып. 2. С. 139–158.
- Гашев С.Н., Поляков М.В., Казанцев А.П. и др. Лесовозобновление на крупных гарях в средней тайге Западной Сибири // Леса и лесн. хоз-во Зап. Сибири. Тюмень: ТюмГУ, 1998. Вып. 6. С. 106–119.
- Гашкова М.Я. Смена грибов на древесине березы в связи с их физиологическими особенностями // Облагораживание древесины и биологическая переработка ее отходов. Л., 1969. С. 34–41.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. М.: Мысль, 1978. 512 с.
- Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С. Фрактальная организация экосистем разной масштабности // Вопр. практической экологии: Сб. материалов Всеросс. науч.-практ. конф. Пенза, 2002. С. 42–43.
- Галауко А.І. Грыбы парадку Aphyllophorales у Беларусі // Весці АН БССР. Сер. біял. наук. 1991. № 6. С. 35–40.

- Голубев В.Н. Проблемы эволюции жизненных форм и филогении растений // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наук. думка, 1981. С. 3–29.
- Гордиенко П.В. Экологические особенности дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах Среднего Сихотэ-Алиня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 24 с.
- Гордиенко П.В. Особенности расселения некоторых видов ксилотрофов на субстрате с различными параметрами // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, вып. 2. С. 131–134.
- Городков Б.И. Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности // Проблемы физической географии. М.; Л., 1946. Вып. 12. С. 81–106.
- Горчаковский П.Л. Таежные и лесостепные березняки Приобья // Тр. по лесн. хоз-ву. Свердловск, 1949. Вып. 1. С. 62–100.
- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 285 с.
- Гроздова Н.Б. Формовое разнообразие березы бородавчатой и пушистой в центральной полосе европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1961. 23 с.
- Давыдкина Т.А. О значении биологических признаков для систематики грибов рода *Stereum* Pers. ex S. F. Gray s. lato // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 2. С. 78–81.
- Давыдкина Т.А. Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, 1980. 143 с.
- Данченко А.М. Внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой в Северном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1972. 24 с.
- Демидова З.А. Домовые грибы в уральском строительстве // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1960. Вып. 15. С. 5–25.
- Демидова З.А. Базидиальные грибы, поражающие древесину на Урале // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1963. Вып. 32. 50 с.
- Демьянов В.А. О понятии «лесостепь» // Известия РАН. 1996. № 2. С. 153–159.
- Денисов С.А. Образование придаточных корней березами бородавчатой и пушистой // Экология. 1978. № 6. С. 81–82.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Колос, 1973. 336 с.
- Древесная флора Дальнего Востока / А.С. Агеенко, Н.Г. Васильев, Д.А. Глоба-Михайленко, В.С. Холявко. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 224 с.
- Дунин-Горкавич А.А. Тобольский Север. В 3 т. М.: Либерия, 1996. Т. 2: Географическое и статистико-экономическое описание страны по отдельным географическим районам. 432 с.
- Жильцова С.Г. Болотные березняки и морфолого-анатомические особенности березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в гидроморфных условиях произрастания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2005. 20 с.
- Жлоба Н.М. О возможностях оценки загрязнения лесных экосистем по микологическим показателям // Биомониторинг лесных экосистем: Материалы Междунар. школы-семинара. Каунас, 1987. С. 164–165.
- Жуков А.М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 248 с.
- Жуков А.М. Грибы-ксилотрофы Обь-Иртышского междуречья. Ивanteeвск: ВНИИ химиз. лесн. хоз-ва, 1985а. 156 с. Рукопись. Деп. в ЦБНТИлесхоз, 1985. № 422-лх.
- Жуков А.М. Очерк флоры патогенных грибов лесов Южного Приобья (Западная Сибирь). Ивanteeвск: ВНИИ химиз. лесн. хоз-ва, 1985б. 126 с. Рукопись. Деп. в ЦБНТИлесхоз, 1985. № 436-лх.
- Заварзин Г.А. Систематика бактерий: Пространство логических возможностей // Известия АН СССР. Сер. Биол. 1973. № 5. С. 706–716.
- Западная Сибирь / Отв. ред. Г.Д. Рихтер. М.: АН СССР, 1963. 488 с.
- Зарудная Г.И., Минкевич И.И. Биологическое разрушение древесины березовой шпалеры на виноградниках Северного Кавказа и пути повышения ее биостойкости // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, вып. 4. С. 291–295.

- Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наук. думка, 1972. 315 с.
- Змитрович И.В. Кортициоидные грибы: Современная систематика и проблемы филогении // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 79–91.
- Змитрович И.В. Кортициоидные и гетеробазидиальные макромикеты Ленинградской области // Новости систематики низших растений. 1999. Т. 33. С. 65–79.
- Змитрович И.В. Макросистема и филогения Basidiomycetes: Вариант красноводородослевого предка // Мусена. 2001. Vol. 1, № 1. С. 3–58.
- Змитрович И.В. «Clavaria-гипотеза» Корнера и современная филема гименомицетов // Современная микология в России: Тез. докл. Первого съезда микологов России. М., 2002. С. 40.
- Змитрович И.В. Растительные эпифеномены и их экоморфологическая сущность // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. № 7. С. 3–28.
- Змитрович И.В. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. М.; СПб.: Тов-во науч. изданий КМК, 2008. Вып. 3. Семейства ателиевые и амилокортициевые. 278 с.
- Змитрович И.В. Вопросы эволюционной и экологической морфологии высших грибов // Folia Cryptogamica Petropolitana. 2011. В печати.
- Змитрович И.В., Вассер С.П. Современные представления о происхождении и филогении Homobasidiomycetes // Укр. бот. журн. 2004. Т. 61, № 3. С. 7–35.
- Змитрович И.В., Малышева В.Ф. К морфологии и таксономии Phellinus igniarius-комплекса // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 2004. Вып. 3. С. 36–40.
- Змитрович И.В., Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф. Некоторые термины и понятия микogeографии: критический обзор // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2003. Вып. 4. С. 173–188.
- Змитрович И.В., Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф. Актуальные вопросы генетического анализа микофлор // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-й междунар. конф. М.; Петрозаводск, 2005. С. 149–154.
- Змитрович И.В., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Спиринов В.А. Плевротоидные грибы Ленинградской области // Folia Cryptogamica Petropolitana. 2004. № 1. 124 с.
- Змитрович И.В., Спиринов В.А. Заметки о редких видах афиллофороидных грибов Ленинградской области. I // Новости систематики низших растений. 2002. Т. 36. С. 36–44.
- Змитрович И.В., Спиринов В.А. Экологические аспекты видообразования у высших грибов // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2005. № 6. С. 46–68.
- Иванова Н.А., Крашенинников И.М. К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири // Земледелие. 1934. Т. 36, вып. 1. С. 1–38.
- Ивахненко А.Г. Индуктивный метод самоорганизации моделей сложных систем. Киев: Наук. думка, 1982. 296 с.
- Ижевский С.С. Чужеземные насекомые как биоагрессоры // Экология. 1995. № 2. С. 119–122.
- Ильина Г.В., Гарибова Л.В., Ильин Д.Ю. Роль изучения штаммового полиморфизма в раскрытии природного потенциала ксилотрофных базидиомицетов // Изучение грибов в биогеоценозах: Сб. материалов V Междунар. конф. Пермь, 2009. С. 97–101.
- Ильина И.С., Махно В.Д. Геоботаническое районирование Западно-Сибирской равнины: Карта Западно-Сибирской равнины / ГУГК при Сов. Мин. СССР. М., 1976.
- Исаева Л.Г., Берлина В.В. Афиллофоровые грибы Лапландского биосферного заповедника // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 5-й Междунар. конф. М., 2002. С. 112–117.
- Казарян В.О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 314 с.
- Каламез К.А. Положение грибных группировок в структуре экосистем // Изучение грибов в биогеоценозах: Тез. докл. симп. Л.: Наука, 1977. С. 6–7.
- Каратыгин И.В. Коэволюция грибов и растений // Тр. Бот. ин-та РАН. СПб.: Гидрометеозидат, 1993. Вып. 9. 119 с.
- Карпова-Бенуа Е.И., Бенуа К.А. Дереворазрушающие и паразитные грибы Якутской АССР // Новости систематики низших растений. 1972. Т. 9. С. 139–151.

- Картавенко Н.Т. Грибы, вызывающие гниль древесины кедр на Урале: Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск, 1955. Вып. 6. С. 119–144.
- Картавенко Н.Т. Стойкость древесины хвойных пород к грибу *Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schw.) Fr. в лесах Урала // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск, 1960. Вып. 15. С. 107–117.
- Категории и критерии Красного списка МСОП. Версия 3.1. / Одобрено на 51-м заседании Совета МСОП, Гланд, Швейцария, 9 февраля 2000 г. МСОП, 2001.
- Колонин Г.В., Герасимов С.М., Морозов В.Н. Биологическое загрязнение // Экология. 1992. № 2. С. 89–94.
- Комплексное районирование лесов Тюменской области: Методические рекомендации / Сост. Е.П. Смолоногов, А.М. Вегерин. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 88 с.
- Коптюг В.А. Конференция ООН по окружающей среде и развитию (Рио-де-Жанейро, июль 1992 г.): Информационный обзор. Новосибирск: СО РАН, 1992. 62 с.
- Корн Г., Корн Т. Справочник по математике (для научных работников и инженеров). М.: Наука, 1973. 832 с.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. 707 с.
- Корчагина И.А. Семейство березовые // Жизнь растений: В 6 т. / Гл. ред. А.А. Федоров. М.: Просвещение, 1980. Т. 5(1). С. 311–324.
- Коткова В.М., Бондарцева М.А., Крутов В.И. Афиллофороидные грибы в лесных экосистемах Карелии // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 5-й Междунар. конф. М., 2002. С. 136–138.
- Красная книга Курганской области. Курган: Зауралье, 2002. 424 с.
- Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1996. 279 с.
- Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы / С.П. Арефьев, О.Г. Воронова, С.Н. Гашев и др. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 496 с.
- Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: Животные, растения, грибы / А.М. Антипов, С.П. Арефьев, А.С. Байкалова и др. Екатеринбург: Пакрус, 2003. 376 с.
- Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 450 с.
- Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: Животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 240 с.
- Красущий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Челябинск: Уральское отделение Русского энтомологического общества, 2005. Т. 2. Система «Грибы — насекомые». 213 с.
- Кроновер Р.М. Фракталы и хаос в динамических системах. Основы теории. М.: Постмаркет, 2000. 352 с.
- Крутов В.И. Характер консортивных взаимоотношений между патогенными грибами и высшими растениями при формировании лесных фитоценозов на вырубках // Микосимбиотрофизм и другие консортивные отношения в лесах Севера. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 133–142.
- Крутов В.И. Антропогенное воздействие на лесные сообщества и развитие микоценозов // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 172–195.
- Крылов Г.В. Березовые леса Томской области и их типы. Новосибирск: АН СССР, 1953. 123 с.
- Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М.: АН СССР, 1961. 255 с.
- Крылов Г.В., Крылов А.Г. Леса Западной Сибири // Леса СССР: В 5 т. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 157–247.
- Крылов Г.В., Потапович В.М., Кожеватова Н.Ф. Типы леса Западной Сибири: (Практическое руководство для лесоустроителей). Новосибирск: АН СССР, 1958. 211 с.
- Купревич В.Ф. Физиология больного растения. М.; Л., 1947. 299 с.

- Кутафьева Н.И. К флоре грибов-макромицетов Среднего Приангарья // Новости систематики низших растений. 1982. Т. 19. С. 61–66.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Ландшафтно-гидрологические характеристики Западной Сибири. Иркутск: ИГ СО АН СССР, 1989. 222 с.
- Лебкова Г.Н. Споруляция трутовых грибов в кедровых лесах Западного Саяна // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1972. С. 147–154.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. С. 168–186.
- Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Экоморфема органического мира: Опыт построения // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 6. С. 500–526.
- Лесная энциклопедия: В 2-х т. / Гл. ред. Г.И. Воробьев. М.: Сов. энцикл., 1985. Т. 1. 563 с.; 1986. Т. 2. 631 с.
- Лесное хозяйство Тюменской области / Авт.-сост. В.М. Калинин. Екатеринбург: Средне-Уральское кн. изд-во, 2006. 215 с.
- Лесотаксационный справочник / Б.И. Грошев, П.И. Мороз, И.П. Сеперович, С.Г. Синицын. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 208 с.
- Лесотаксационный справочник / Б.И. Грошев, С.Г. Синицын, П.И. Мороз, И.П. Сеперович. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 288 с.
- Лихачева Э.А., Тимофеев Д.А., Жидков М.П. и др. Город — экосистема. М.: Изд-во ИГ РАН, 1996. 336 с.
- Лосицкая В.М. О флоре афиллофороидных грибов Псковской области // Новости систематики низших растений. 1999. Т. 33. С. 90–96.
- Лосицкая В.М. Кортициевые грибы (сем. Corticiaceae s. l.) Республики Карелия // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 5. С. 14–25.
- Лосицкая В.М. Новые данные об афиллофороидных грибах Новгородской области // Новости систематики низших растений. 2002. Т. 36. С. 54–59.
- Любарский Л.В. Несколько редких трутовиков, обнаруженных на Дальнем Востоке // Бот. материалы отдела споровых растений. М.; Л., 1962. Т. 15. С. 111–125.
- Любарский Л.В., Васильева Л.Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 164 с.
- Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1588.
- Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. К дискуссии о биологическом виде: (В поисках «основополагающего метода» систематики) // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004. № 5. С. 148–162.
- Мамкаев Ю.В. О планах строения: Специфика формирования, ступени интегрированности, эволюционные перспективы и ограничения // Одиннадцатое Междунар. совещ. по филологии растений: Тез. докл. М., 2003. С. 62–64.
- Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции Albae и Napae. М.: Наука, 1987. 128 с.
- Махнев А.К., Пугачев П.Г. Популяционная изменчивость, структура и взаимосвязи березы киргизской с другими березами Тургайской впадины // Экология. 1974. № 6. С. 41–48.
- Мезенцев В.С., Карнацевич И.В. Увлажненность Западно-Сибирской равнины. Л.: Гидрометеоздат, 1969. 108 с.
- Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. М.: Мысль, 1977. 293 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Михайличенко А.П., Сметанин И.С. Практикум по древесиноведению и лесному товароведению. М.: Лесн. пром-сть, 1989. 104 с.

- Михалёва Л.Г. Предварительные материалы по изучению дереворазрушающих афиллофороидных грибов Якутии // Микология и фитопатология. 1993. Т. 24, вып. 5. С. 16–26.
- Михалёва Л.Г. Дереворазрушающие грибы лесов Токинского становика // Изучение грибов в биогеоценозах: Сб. материалов VII Междунар. конф. Пермь, 2009. С. 152–156.
- Муравьева Н.Б. Грибная флора раневых гнилей ели // Сб. работ по лесн. хоз-ву и лесохимии. Архангельск: Архангельский лесотехн. ин-т, 1971. С. 174–180.
- Мурашкинский К.Е. Горно-таежные трутовики // Тр. Омского с.-х. ин-та. 1939. Т. 17. С. 75–108.
- Мурашкинский К.Е. Трутовики Сибири. II. О некоторых видах на лиственных породах. Омск: Изд-во Омск. с.-х. ин-та, 1940. 27 с.
- Мухин В.А. Ксилотрофные базидиальные грибы приобской лесотундры: (Эколого-флористический очерк). Препр. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 84 с.
- Мухин В.А. Экологические оптимумы возбудителей стволовых гнилей в Западной Сибири // Современные проблемы лесозащиты и пути их решения: Материалы регион. науч.-произв. конф. Белоруссии и Прибалтийских республик. Минск, 1985а. С. 89.
- Мухин В.А. Флора и экология ксилотрофных базидиомицетов предлесотундровых редколесий Северного Приобья: Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985б. 71 с.
- Мухин В.А. Активное ядро субарктической флоры ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 195–199.
- Мухин В.А. Широтная дифференциация грибной биоты Западно-Сибирской равнины // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 70–78.
- Мухин В.А. Ксилотрофные базидиомицеты кустарниковых тундр Ямала // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 394–397.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.
- Мухин В.А., Арефьев С.П. Охраняемые виды грибов Уральского федерального округа // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 3. С. 231–235.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В., Брындина Е.В. и др. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем: Материалы корд. исслед. М.; Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2000. С. 26–36.
- Мухин В.А., Котиранта Х. Биологическое разнообразие и структура арктических рудеральных сообществ ксилобионтных базидиальных грибов // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 19–25.
- Мухин В.А., Ушакова Н.В. Синантропные виды трутовых грибов Среднего Урала // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-й Междунар. конф. М.; Петрозаводск, 2005. С. 230–233.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение: Пер. с англ. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В.Г. Стороженко, М.А. Бондарцева, В.А. Соловьев, В.И. Крутов. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Начальный этап мониторинга экосистем г. Тюмени и его пригородной зоны / С.Н. Гашев, О.А. Алешина, С.П. Арефьев и др. // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2002. Вып. 3. С. 80–93.
- Негрукский С.Ф. Корневая губка. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 200 с.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.
- Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 274 с.
- Ниемеля Е. Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России. Helsinki: Kasvimuseo Luonnantieteellinen Keskusmuuseum; Bot. Museum; Finnish Museum of Nat. History, 2001. 121 с.

- Никадимова Н.Ф. Краткий обзор болезней и грибов флоры древостоев верхнего и среднего Алдана // Леса Южной Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1964. С. 144–147.
- Николаев В.А. Геоморфологическое районирование Западно-Сибирской равнины // Западно-Сибирская равнина. М.: Наука, 1970. С. 226–255.
- Николаева Т.Л. Флора споровых растений СССР. М.; Л.: АН СССР, 1961. Т. VI. Грибы (2). Ежовиковые грибы. 434 с.
- Николаева Т.Л. Ежовиковые грибы Амурской области, Хабаровского и Приморского краев // Новости систематики низших растений. М.; Л., 1967. С. 237–243.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. Теория организации биоморф. 630 с.
- Одум Е. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Орлов М.М. Лесная вспомогательная книжка. М.: Гостехиздат, 1931. 758 с.
- Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образцы комплексных динамических систем: Пер. с англ. М.: Мир, 1993. 176 с.
- Паламарчук А.С., Паламарчук Г.А., Елисеева Л.И. Зависимость видового разнообразия трутовых грибов от фитоценозов и от эдафических условий // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов: Уч. зап. Пермского ун-та. 1976. Вып. 150. С. 118–119.
- Пармasto Э.Х. Трутовые грибы Эстонской ССР: Дис. ... канд. биол. наук. Тарту: Ин-т зоол. и бот. АН ЭССР, 1955. 767 с.
- Пармasto Э.Х. О распространении некоторых редких трутовых грибов // Изв. АН СССР. Сер. 2. 1959. Вып. 12. С. 213–273.
- Пармasto Э.Х. К флоре грибов полуострова Камчатка // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1963. С. 221–289.
- Пармasto Э.Х. Жизненные формы высших базидиальных грибов // Проблемы изучения грибов и лишайников: IV симп. прибалт. микологов и лишайников. Тарту, 1965. С. 64–68.
- Пармasto Э.Х. Трутовые грибы севера Советского Союза // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 4. С. 280–286.
- Пармasto Э.Х. Конспект системы кортициевых грибов (= *Parmasto E.* Conspectus sistematius Corticiacearum.). Тарту: Ин-т зоол. и бот., 1968. 261 с.
- Пармasto Э.Х. Основные вопросы систематики порядка Aphyllophorales // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3. С. 322–330.
- Пармasto Э.Х. Генезис флоры дереворазрушающих афиллофоровых грибов Советского Дальнего Востока // Тез. докл. XIV Тихоокеанского науч. конгр. (Ботаника). М., 1979. С. 39–40.
- Петренко И.А. Микро- и макромицеты лесов Якутии. Новосибирск: Наука, 1978. 132 с.
- Петров А.Н. Конспект флоры макромицетов Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 81 с.
- Петров А.Н., Белова Н.В. К флоре макромицетов Северной Монголии // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, вып. 1. С. 25–29.
- Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма: (Типизация и качественная оценка земель). Новосибирск: Наука, 1979. 136 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: АН СССР, 1963. 135 с.
- Природа биостанции Тюменского государственного университета «Озеро Кучак» / Н.А. Алексеева, О.А. Алешина, С.П. Арефьев и др. Тюмень: Изд-во Тюмен. ун-та, 2005. 112 с.
- Природа Ямала / Колл. авторов. Отв. ред. Л.Н. Добринский. Екатеринбург: Наука, 1995. 436 с.
- Природная среда Ямала / В.Р. Цибульский, Э.И. Валеева, С.П. Арефьев и др. В 2 т. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1995. Т. 1. 168 с.
- Природная среда Ямала. Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения / С.П. Арефьев, С.Н. Гашев, В.Б. Степанова и др. Отв. ред. С.П. Арефьев. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2000. Т. 3. 136 с.

- Природный комплекс большого города: Ландшафтно-экологический анализ* / Э.Г. Коломыц, Г.С. Розенберг, О.В. Глебова и др. М.: Наука; МАИК «Наука / Интерпериодика», 2000. 286 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований* / Под ред. Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1974. 404 с.
- Протасов А.А.* Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 305 с.
- Прохоренко Т.А.* Окаймленный трутовик — возбудитель заболонной гнили // *Экология растений Средней Сибири*. Красноярск, 1983. С. 64–65.
- Рабинович М.Л., Болобова А.В., Кондраченко В.И.* Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. М.: Наука, 2001. Кн. 1. Древесина и разрушающие ее грибы. 264 с.
- Работнов Т.А.* О консорциях // *Бюл. МОИП. Отд. биологии*. 1969. Т. 74, № 4. С. 109–116.
- Работнов Т.А.* О некоторых терминах, употребляемых в микологии // *Микология и фитопатология*. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 519–520.
- Равкин Ю.С.* Особенности морфологического изучения животного населения на зональных трансектах (исходные концепции и допущения) // *Известия РАН*. 1996. № 5. Сер. биол. С. 603–612.
- Раптунович Е.С., Рожков Л.Н., Ивашко С.Д.* Влияние рекреационного воздействия на распространение корневой губки и смоляного рака в сосновых насаждениях // *Лесоведение и лесн. хоз-во* (Минск). 1983. № 18. С. 92–95.
- Растения и грибы национального парка «Припышминские боры»* / В.А. Мухин, А.С. Третьякова, Д.В. Прядеин и др. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. 204 с.
- Растительный покров Западно-Сибирской равнины* / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др. Новосибирск: Наука, 1985. 251 с.
- Рекомендации по выделению групп типов леса подзоны северной тайги Среднего Приобья* / Сост. А.М. Вегерин. М.: ВНИИЛМ, 1991. 24 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Рипачек Р.* Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 276 с.
- Розенберг Г.С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 256 с.
- Ртищева А.И.* Флора Воронежского заповедника. Грибы-макромицеты // *Флора и фауна заповедников*. М., 1999. Вып. 78. С. 126–141.
- Сафонов М.А.* Трутовые грибы Оренбургской области. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2000. 152 с.
- Сафонов М.А.* Дереворазрушающие грибы Бузулукского бора (Оренбургская область) // *Микол. и фитопатол.* 2002. Т. 36, вып. 6. С. 23–35.
- Сафонов М.А.* Структура сообществ дереворазрушающих грибов. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 269 с.
- Сафонов М.А.* Ресурсное значение ксилотрофных грибов лесов Южного Приуралья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Оренбург, 2006. 40 с.
- Северцов С.А.* Дарвинизм и экология // *Зоол. журн.* 1937. Т. 16, вып. 4. С. 591–613.
- Северцов А.С.* Механизмы возникновения и экологическое значение фундаментальной ниши вида // *Экология*. 2004. № 6. С. 403–409.
- Семерилов Л.Ф., Матвеев А.В., Семерилов В.Л.* Лесная растительность // *Природа Ямала: Гл. 10.6*. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 203–217.
- Синадский Ю.В.* Курс лекций по лесной фитопатологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 211 с.
- Синадский Ю.В.* Сосна, ее вредители и болезни. М.: Наука, 1983. 344 с.
- Словарь иностранных слов*. 12-е изд. М.: Рус. яз., 1985. 608 с.
- Смолоногов Е.П.* Проблемы совершенствования лесной типологии и ее использование в лесоустройстве // *Проблемы использования типов леса в лесн. хоз-ве и лесоустройстве*. Свердловск, 1986. С. 5–12.
- Смолоногов Е.П.* Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 288 с.
- Современное состояние животного и растительного мира Верхне-Тазовского заповедника: Отчет*. Красноселькуп, 1995. 130 с.

- Соколов Д.В. Повреждения ели при поранениях и их влияние на качество древесины // Тр. Всесоюз. заоч. лесотехн. ин-та. Л., 1958. Т. 3. С. 121–133.
- Соловьев А.М. Жизнедеятельность корневой губки в древесине пней на вырубках в пихтовниках Алтая // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. Чита, 1967. С. 211–214.
- Соромотин А.В. Техногенная трансформация природных экосистем таежной зоны в процессе нефтегазодобычи (на примере Тюменской области): Дис. ... д-ра биол. наук. Тюмень, 2007. 400 с.
- Спирин В.А. Афиллофороидные макромицеты дубрав Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 2. С. 43–52.
- Спирин В.А. Афиллофоровые грибы Нижегородской области: Видовой состав и особенности экологии: Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2003. 275 с.
- Справочные таблицы для таксации лесов северной и средней тайги Западной Сибири. Свердловск: Изд-во УФ АН СССР, 1970. 100 с.
- Ставищенко И.В. Ксилотрофные макромицеты Висимского заповедника и колонизация ими ветровала // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем: Сб. науч. тр. Екатеринбург: УРО РАН, 2000а. С. 94–102.
- Ставищенко И.В. Ксилотрофные макромицеты Юганского заповедника // Микология и фитопатология. 2000б. Т. 34, вып. 1. С. 23–29.
- Ставищенко И.В. Сукцессии ксилотрофных грибов в лесных формациях Висимского заповедника // Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург, 2000в. С. 16–30.
- Ставищенко И.В. Предварительные сведения о видовом составе ксилотрофных макромицетов заповедно-природного парка «Сибирские Увалы». Нижневартовск: Приобье, 2002а. С. 80–92.
- Ставищенко И.В. Трансформация лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием НГД // Деградация и демутиация лесных экосистем в условиях нефтегазодобычи / Под ред. С.В. Залесова. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. лесотехн. ун-та, 2002б. Вып. 1. С. 278–338.
- Ставищенко И.В., Мухин В.А. Ксилотрофные макромицеты Юганского заповедника. Екатеринбург, 2002. 176 с.
- Старобогатов Я.И. Естественная система и искусственные системы (цели и принципы работы систематика) // Вестн. зоологии. 1989. № 6. С. 3–7.
- Степанова Н.Т. Эколого-географическое распространение некоторых видов афиллофоровых грибов на Урале // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3, № 1. С. 27–38.
- Степанова-Картавенко Н.Т. Афиллофоровые грибы Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1967. 293 с.
- Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с.
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992а. С. 9–20.
- Стороженко В.Г. Структура грибных сообществ лесных биогеоценозов // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992б. С. 21–31.
- Стороженко В.Г. Особенности строения и пораженности грибами лесов различной устойчивости // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992в. С. 32–89.
- Стороженко В.Г. Формирование устойчивых лесных биогеоценозов // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992г. С. 196–216.
- Стороженко В.Г. Стратегии и функции грибных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Изд-во Карел. НЦ РАН, 2000а. С. 37–41.
- Стороженко В.Г. Структура грибных дереворазрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карельск. НЦ РАН, 2000б. С. 224–251.

- Стороженко В.Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: Ин-т лесоведения РАН, 2002. 158 с.
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2007. 192 с.
- Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Терехова В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
- Томилин Б.А. Факторы внешней среды, влияющие на распространение грибов в растительных сообществах // Ботан. журн. 1964. № 2. С. 230–238.
- Толковый словарь русского языка / С.И. Ожегов, Н.Ю. Шведова. М.: Азбуковник, 1999. 944 с.
- Толмачев А.И. К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта // Сов. ботаника. 1943. № 4. С. 8–23.
- Тюмень начала XXI века / Отв. ред. В.Р. Цибульский. Тюмень: ИПОС СО РАН, 2002. 335 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы: Пер. с англ. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Ушакова Н.В. Грибы-индикаторы коренных темнохвойных лесов Урала // Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург, 2000. С. 6–15.
- Федер Е. Фракталы: Пер. с англ. М.: Мир, 1991. 254 с.
- Физико-географическое районирование Тюменской области / Под ред. Н.А. Гвоздецкого. Изд-во Моск. ун-та, 1973. 246 с.
- Фондовые материалы Тюменской базы авиационной охраны лесов. Тюмень, 1951–2005.
- Фрей Т.Э.-А. Некоторые аспекты моделирования продуктивности древостоев // Математическое моделирование биогеоценотических процессов. М.: Наука, 1985. С. 51–58.
- Фрейндлинг М.В. Материалы к флоре шляпочных грибов заповедника «Кивач» Карело-Финской ССР // Изв. Карело-Фин. фил. АН СССР, 1949. № 4. С. 84–97.
- Функциональное зонирование и особенности экологического мониторинга на территории природного парка «Нумто»: (Белоярский район, Ханты-Мансийский автономный округ) / Э.И. Валеева, С.П. Арефьев, А.В. Арефьева и др. // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Материалы итоговой науч. сессии ИПОС СО РАН 2002 г. Тюмень, 2003. Вып. 4. С. 111–113.
- Хохряков А.П., Тихомиров В.Н. Претензия на всеобщую морфологию // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 4. С. 123–127.
- Цвелев Н.Н. О значении степеней специализации таксонов для их дальнейшей эволюции: Тез. докл. 4-го Моск. совещ. по филогении растений / Под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Моск. ун-та, 1971. С. 50–53.
- Черемина Н.В. Пути приспособления ксилотрофных базидиомицетов к условиям Субарктики: (физиологический аспект) // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Материалы конф. Екатеринбург, 1995а. С. 172–173.
- Черемина Н.В. Термо- и ксеротолерантность ксилотрофных грибов различного зонального распространения // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Материалы конф. Екатеринбург, 1995б. С. 171–172.
- Чижов Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень: Изд-во Ю. Мандрики, 1998. 144 с.
- Чураков Б.И. Зараженность сосны обыкновенной корневой и сосновой губками в зависимости от степени рекреационной нагрузки // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16, № 6. С. 539–541.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Caradidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шишкин А.М. Питундровые леса Тюменской области: (типология, строение, ведение хозяйства): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 1997. 30 с.
- Экология Ханты-Мансийского автономного округа / Под ред. В.В. Плотникова. Тюмень: СофтДизайн, 1997. 288 с.
- Эксперимент и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот / Под ред. С.Э. Вомперского. М.: Наука, 1990. 227 с.

- Югай Г.А. Общая теория жизни: Диалектика формирования. М.: Мысль, 1985. 256 с.
- Юпина Г.А. Дереворазрушающие грибы антропогенных территорий // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 195–199.
- Юпина Г.А., Мусин Н.Г. Субстрат — как фактор среды, влияющий на расселение дереворазрушающих грибов // Взаимодействие между компонентами экологических систем. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1985. С. 133–139.
- Юрцев В.А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Наука, 1986. С. 9–23.
- Ямало-ненецкий национальный округ (экономико-географическая характеристика) / Под ред. Ф.Б. Шаляпина. М.: Наука, 1965. 276 с.
- Abbe E.C. Studies in phylogeny of the Betulaceae. I. Floral and inflorescence anatomy and morphology // Bot. Gaz. 1935. Vol. 97. P. 1–67.
- Abbe E.C. Studies in phylogeny of the Betulaceae. II. Extremes in range of variation of floral and inflorescence morphology // Bot. Gaz. 1938. Vol. 99. P. 431–469.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi: 8th ed. L.: CABI Publishing, 1995. 616 p.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi: 9th ed. L.: CABI Publishing, 2001. 655 p.
- Akulov A.Yu., Usichenko A.S., Leontyev D.V. et al. Annotated checklist of aphyllophoroid fungi of Ukraine // Mycena. 2003. Vol. 2, N 2. P. 3–73.
- Anderson B.A. Toxicity of water soluble extractives of western yellow pine to *Lenzites sepiaria* // Phytopathology. 1931. N 21. S. 927.
- Arctic and Alpine Mycology. The Fifth International Symposium on Arcto-Alpine Mycology (Labytnangi; Russia, august 15–27, 1996). Abst. / Ed. V.A. Mukhin. Ekaterinburg, 1996. 40 p.
- Arefyev S.P. Biota of xylotrophic fungi of the impacted forests of Nadym city // Arctic and Alpine Mycology: Abs. of the Vth Intern. Symp. (Labytnangi, Russia). Ekaterinburg, 1996. P. 11–12.
- Arefyev S.P. Communities of xylotrophic fungi in urban centres of the North of Western Siberia // Arctic and Alpine Mycology 5: Proc. of the Fifth Intern. Symp. on Arcto-Alpine Mycology / Ed. V.A. Mukhin, H. Knudsen. Yekaterinburg, 1998. P. 18–25.
- Aufsess H.V. Die wichtigsten Erreger von Wundfaulen in Nadelholzbeständen // Proc. 5th Intern. Conf. on problems of root and butt rot in conifers. Kassel, Germany: Hann. Münden, 1980. P. 306–321.
- Bega R.V. *Fomes annosus* // Phytopathology. 1963. Vol. 53. N 10. P. 1120–1123.
- Bega R.V. Heart and root rot fungi associated with deterioration of *Acacia koa* on the Island of Hawaii // Plant Dis. Rep. 1979. Vol. 63. P. 682–684.
- Bendiksen E., Hoiland K. Red list of threatened macromycetes in Norway // Directorate for Nature Management: Rep. Oslo, 1992. N 6. P. 31–42.
- Bessey E.A. Some problems in fungus phylogeny // Mycologia. 1942. Vol. 34. P. 355–379.
- Bialobrzaska M., Truchanowiczowna J. The variability of shape of fruits and scales of the European birches (*Betula* L.) and their determination in fossil materials // Monogr. Bot. 1960. Vol. 9. P. 1–120.
- Björkman E. Lagringsrota och blenad i skogslagrad barroch luvmassaved (Storage decay and blue stain in forest-stored pine, spruce, birch and aspen pulpwood) // Kungliga Skogshugskolans Skrifter. 1958. 29. P. 1–128.
- Boddy L. Effect of temperature and water potential on growth rate wood-rotting basidiomycetes // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1983. Vol. 80, N 1. P. 141–149.
- Bondartseva M.A., Lositskaya V.M., Zmitrovich I.V. *Punctularia strigosozonata* (Punctulariaceae) in Europe // Karstenia. 2000. Vol. 40, N 1–2. P. 9–10.
- Buller R. Researches on Fungi. I. L., 1913. 287 p.
- Chen Z.D., Manchester S.R., Sun H.-Y. Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany // American J. of Botany. 1999. Vol. 86. P. 1168–1181.
- Cerny A. Taxonomic study in the *Phellinus pini*-complex // Ceska Mycol. 1985. Vol. 39, N 2. P. 71–84.
- Cervinkova H. Zur Problematik der Wundfaule von Nadelhölzen Osteuropa // Proc. 5th Intern. Conf. on problems of root and butt rot in conifers. Kassel, Germany: Hann. Münden, 1980. P. 276–282.

- Clausen K.E. Introgressive hybridization between two Minnesota birches // *Silvae Genet.* 1962. Vol. 11, N 5–6. P. 142–150.
- Cléménçon H. Cytology and Plectology of the Hymenomycetes / With assistance of V. Emmett and E.E. Emmett // *Bibliotheca Mycologica.* Berlin-Stuttgart: J. Cramer, 2004. Vol. 199. 488 p.
- Cooke W.B. The genera *Phlebia* // *Mycologia.* 1956. Vol. 48. P. 386–405.
- Corner E.J.H. The classification of the higher fungi // *Proc. Linn. Soc. L.*, 1954. Vol. 165. P. 4–6.
- Corner E.J.H. A monograph of cantharelloid fungi. Oxford: Univ. Press, 1966. 255 p.
- Corner E.J.H. Meruloid fungi in Malaysia // *Gdns'. Bull. Singapore.* 1971. Vol. 25. P. 355–381.
- Cowling E.B., Kelman A. Influence of temperature on growth of *Fomes annosus* isolates // *Phytopathology.* 1964. Vol. 54, N 3. P. 373–378.
- Crevelde M., Jansen E., Kuyper T. Standaardlist van Nederlandse macrofungi. Nederlandse Mycologische Vereniging, 1983. 363 p.
- Cunningham G.H. Polyporaceae of New Zeland // *N.Z. P. Dept. Sci. Ind. Res. Bull.* 1965. N 164. P. 1–304.
- Dahlberg A., Croneborg H. 33 threatened fungi in Europe. Complementary and revised information on candidates for listing in Appendix I of the Bern Convention. Uppsala: SSIC, 2003. 82 p.
- Dai Y.-C. *Phellinus* sensu lato (Aphyllorphales, Hymenochaetaceae) in East Asia // *Acta Bot. Fenn.* 1999. N 166. P. 1–115.
- Demoulin V. The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes. The case for a red algal ancestry // *Bot. Rev.* 1974. Vol. 40. P. 315–345.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1973–1988. Vol. 1–8. 1631 p.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1978. Vol. 5: Mycoaciella — Phanerochaete. P. 889–1047.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1981. Vol. 6: Phlebia — Sarcodontia. P. 1051–1276.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1984. Vol. 7: Schizopora — Suillosporium. P. 1281–1449.
- Eriksson J., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1973. Vol. 2: Aleurodiscus — Confertobasidium. P. 60–261.
- Eriksson J., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1975. Vol. 3: Coronicium — Hyphoderma. P. 287–546.
- Eriksson J., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1976. Vol. 4: Hyphodermella — Mycoacia. P. 559–886.
- Feldmann J., Feldmann G. Recherche sur quelques Floridees parasites // *Rev. Gen. Bot.* 1958. Vol. 65. P. 49–124.
- Fengel D., Wegener G. Wood: chemistry, ultrastruture, re-actions. Berlin; N.Y.: Walter de Gruyter, 1984. 613 p.
- Gilbertson R.L. Wood-rotting fungi of North America // *Mycologia.* 1980. Vol. 72. P. 1–49.
- Gilbertson R.L., Ryvarden L. North American Polypores. Vol. 1: Abortiporus — Lindtneria. Oslo: Fungiflora, 1986. P. 1–433.
- Gilbertson R.L., Ryvarden L. North American Polypores. Vol. 2: Megaspoporia — Wrightoporia. Oslo: Fungiflora, 1987. P. 437–885.
- Greig B.J.W., Pratt J.E. Some observations on the longevity of *Fomes annosus* in conifer stumps // *Eur. J. For. Path.* 1976. Vol. 6. P. 250–253.
- Hall J.W. The comparative anatomy and phylogeny of the Betulaceae // *Bot. Gaz.* 1952. Vol. 113. P. 235–270.
- Hallaksela A.-M. Early interactions of *Hererobasidion annosum* and *Stereum sanguinolrntum* with non-decay fungi and bacteria following inoculation into stems of *Picea abies* // *Eur. J. For. Path.* 1993. Vol. 23. P. 416–430.
- Henningson B. Physiology and decay activity of the birch conk fungus *Polyporus betulinus* (Bull.) Fr. Stud. forest sues. Stockholm, 1965. N 34. 77 p.

- Hjortstam K., Larsson K.-H., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Vol. 1: Introduction and keys. Oslo: Fungiflora, 1987. P. 1–59.
- Hjortstam K., Larsson K.-H., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Vol. 8: Phlebiella — Thanatephorus — Ypsilonidum. Oslo: Fungiflora, 1988. P. 1449–1631.
- Hoiland K. A provisional European red list of endangered macrofungi // Newsletter. 1993. Vol. 5. P. 1–7.
- Holmer L. Interspecific interactions between wood-inhabiting Basidiomycetes in boreal forests // Ph. D. thesis. Dept. of For. Mycol. and Pathol. Uppsala, 1996.
- Hueck H.J. Myco-sociological methods of investigation // Vegetatio. 1953. Vol. 4. P. 84–101.
- Ito S. Mycological flora of Japan. Vol. II: Basidiomycetes. № 4. Auriculariales, Tremellales, Dacrymycetales, Aphyllophorales (Polyporales). Tokyo; Yokendo, 1955. 450 p.
- IUCN Red List Categories. 1994; 2000 [электронный ресурс]. — Режим доступа: <http://www.redlist.org/>
- Jong B.A. Provisional Red Data List of British Fungi // Mycologist. 1992. N 6. P. 124–128.
- Jørstad J. Aphylloporaceous Hymenomycetes from Trondelag Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter. (1936). 1937. N 10. P. 1–48.
- Jülich W. Higher taxa of Basidiomycetes. Vaduz: Bibliotheca mycologica. N 85. J. Cramer. 1981. 485 p.
- Jülich W., Stalpers J.A. The resupinate nonporoid Aphyllophorales of the temperate Northern Hemisphere. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1980. 335 p.
- Kallio T. Aerial distribution of the rootrot fungus *Fomes annosus* (Fr.) Cooke in Finland // Acta Forestalia Fennica. 1970. Vol. 107. P. 1–55.
- Kallio T., Hallaksela A.-M. Biological control of *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. in Finland // Eur. J. For. Path. 1979. Vol. 9. P. 298–308.
- Karström M. Steget fore — en presentation: (The project one step ahead — a presentation) // Svensk Bot. Tidskr., 1992. Vol. 86, H. 3. P. 103–114.
- Kato M. Progimnosperms // J. Jap. Bot. 1990. Vol. 65. P. 267–276.
- Knudsen H., Hallenberg N., Mukhin V.A. A comparison of wood-inhabiting basidiomycetes from three valleys in Greenland // Arctic and alpine Mycology 3. Berlin-Stuttgart: J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, 1993. P. 133–145.
- Knudsen H., Vesterholt J. Truede storsampe i Danmark — en rodliste. København, 1990. 65 p.
- Korhonen K. Intersterility groups of *Heterobasidion annosum* // Communicationes Instituti Forestalis Fenniae. 1978. Vol. 94. P. 1–25.
- Korner E.J.H. A monograph oh Thelephora // Beih. Nova Hedwigia. 1968. H. 27. 110 p.
- Kotiranta H., Mukhin V.A. Polyporaceae and Corticiaceae of on isolated forest of *Abies nephrolepis* in Kamchatka, Russian Far East // Karstenia. 1998. Vol. 38. P. 69–80.
- Kotiranta H., Mukhin B.A. Aphyllophorales (Basidiomycetes) of Tiksi, Respublic of Sakha (Yakutia), Northern Siberia // Karstenia. 2000. Vol. 4, N 1–2. P. 65–69.
- Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset Kaavat Suomessa // Imparistohallinnon Julkaisu. 1993. B. 17. 116 p.
- Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset Kaavat Suomessa. Helsinki, 1996. 184 p.
- Kotiranta H., Penzina T. Spongipellis sibirica, comb. nov. (Basidiomycetes), and its affinities to the polypore genera Tyromyces, Aurantioporus and Climacocystis. Ann. Bot. Fenn. 2001. Vol. 38. P. 201–209.
- Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytövuori I. Aphylloporoid fungi of Finland. A check-list with ecologi, distribution, and threat categories // Norrlinia. 2009. 19. P. 1–223.
- Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena: G. Fisher Verlag, 1969. 245 s.
- Krzan Z. Grzyby zasiedlające drewno twardzielowe swierkow, ich rola w ponodowaniu i rozwoju zgnilizny odziomkowej w wybranych drzenostanach Tatrzańskiego Parku Narodowego // Parki nar. i rezerw. przyr. 1986. Vol. 7. N 1. S. 21–23.
- Lalancette N., Nickey K.D. Disease progression a function of plant growth // Phytopathology. 1986. Vol. 76, N 1. P. 1171–1175.
- Lange M. Fungus succession on fallen logs of beech // Svampe. 1986. Vol. 13. P. 38–41.
- Lange M. Sequence of Macromycetes on decaying beech logs // Persoonia. 1992. Vol. 14. N 4. P. 449–456.

- Larsen M.J., Cobb-Poulsen L.A. *Phellinus* (Hymenochaetaceae). A survey of the world taxa. *Fungiflora*; Oslo; Norway. 1990. 206 p.
- Levontin R.S. Population genetics // *Ann. Rev. Genet.* 1973. Vol. 7. P. 1–18.
- Lohwag K. Über die Abbauintensität des *Polyporus betulinus* (Bull.) Fr. // *Beiheft I. Festschr. F. Petrak. Sydowia*, 1958. S. 183–186.
- Maas G.R.A. Studies in the genera *Irpex* and *Steccherinum* // *Persoonia*. 1974. Vol. 7. Part 4. P. 443–581.
- Mandelbrot B.B. *Les Objets Fractals: Forme, Hasard et Dimension*. Paris: Flammarion, 1975. 412 p.
- Meredith D.S. Further observations on fungi inhabiting pine stumps // *Ann. Bot. Gr. Brit.* 1960. Vol. 24, N 93. P. 63–78.
- Mukhin V.A. Rare species of wood-decaying fungi from the West Siberian Plain // *Fungi of Europe: Investigation, Recording and Conservation*. Kew, 1993. P. 139–145.
- Mukhin B.A., Kotiranta H. Wood-decaying fungi of northernmost forests in river Khatanga Basin // *Микология и фитопатология*. 2001. Т. 35, вып. 5. С. 41–47.
- Murry B.G. Research methods in physics and biology // *Oikos*. 1992. Vol. 64, N 3. P. 594–596.
- Niemelä T. On Fennoscandian Polypores. II: *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourd. et Galz. and *Ph. lundellii* Niemelä n. sp. // *Ann. Bot. Fenn.* 1972. Vol. 9. P. 41–59.
- Niemelä T. On Fennoscandian Polypores. III: *Phellinus tremulae* (Bond.) Bourd. et Borissov // *Ann. Bot. Fenn.* 1974. Vol. 11. P. 202–215.
- Niemelä T. On Fennoscandian Polypores. IV: *Phellinus igniarius*, *Ph. nigricans* and *Ph. populicola* n. sp. // *Ann. Bot. Fenn.* 1975. Vol. 12. P. 93–122.
- Niemelä T. *Skeletocutis subincarnata*-complex (Basidiomycetes): a revision // *Acta Botanica Fennica*. 1998. N 1. 35 p.
- Niemelä T., Kotiranta H., Penttilä R. New records of rare and threatened polypores in Finland // *Karstenia*. 1992. Vol. 32. P. 81–94.
- Niemelä T., Renvall P., Penttilä R. Interactions of fungi in late stages of wood decomposition // *Ann. Bot. Fenn.* 1995. Vol. 32. P. 141–152.
- Nilsson P.O., Hippel A. Studier över rötangrepp i serskador hos gran // *Sveriges Skogsvard Forbunds Tidskrift*. 1968. Vol. 66. P. 141–152.
- Nobles M.K. Cultural characters as a guide to the taxonomy and phylogeny of the Polyporaceae // *Can. L. Bot.* 1958. Vol. 36. P. 883–926.
- Nobles M.K. Cultural characters as a guide to the taxonomy of the Polyporaceae // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville: Tennessee Press, 1971. P. 169–195.
- Nordic Macromycetes. Vol. 2: Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales / Ed. L. Hansen, Henning Knudsen. Copenhagen: Nordsvamp, 1992. 474 p.
- Nordic Macromycetes. Vol. 3: Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gastromycetoid Basidiomycetes / Ed. L. Hansen, Henning Knudsen. Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 444 p.
- Núñez M., Ryvarden L. East Asian Polypores. Vol. 1. Ganodermataceae and Hymenochaetaceae. Oslo: Fungiflora, 2000. P. 1–168.
- Overholts L. O. Polyporaceae of the United States, Alaska and Canada. Univ. Michigan Press, 1953. 466 p.
- Parmasto E. Studies on Yakutian fungi. III. Polyporales. Polyporaceae s. l. // *Eesti NSV Teaduste Akad. Toimetised. Biol.* 1977. Vol. 26, N 1. P. 15–28.
- Parmasto E. On the origin of Hymenomycetes (What are corticioid fungi?) // *Windahlia*. 1986. Vol. 16. P. 3–19.
- Pawsey R.G. Some recent observations on decay of conifers associated with extraction damage, and on butt rot caused by *Polyporus Schweinitzii* and *Sparassis crispa* // *Quarterly J. For.* 1971. Vol. 65. P. 193–208.
- Perrin R., Sylvestre G. Etude comparative in vitro de l'aptitude lignivore de quelques basidiomycètes agents de pourritures de cœur chez l'épicéa // *Eur. J. For. Path.* 1975. Vol. 5. P. 344–348.
- Petty T.M., Shaw Ch.G. Isolation of *Fomitopsis pinicola* from in-flight bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) // *Can. J. Bot.* 1986. Vol. 64, N 7. P. 1507–1509.

- Pilát A.* Additamenta ad floram Asiae Minoris Hymenomycetum // Bull. Soc. Mycol. France. 1933. Vol. 51. P. 351–426.
- Pilát A.* Monographie der europäischen Polyporaceen mit Besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zur Landwirtschaft. II. Teil // Beih. Ctbl. 1934. N 52. B. 23–95. Taf. II–XV.
- Pilát A.* Additamenta ad Floram Sibiriae Asiaeque Orientalis mycologicam // Ext. Bull. Soc. Mycol. France. 1936. Vol. 51, N 3–4. S. 351–426.
- Piri T.* The spreading of the S type of *Heterobasidion annosum* from Norway spruce stumps to the subsequent tree stand // Eur. J. For. Path. 26. 1996. P. 193–204.
- Pirosynski K.A.* Interactions between fungi and plants through algae // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. P. 1824–1827.
- Radvan R.* Vliv houby *Ceratostromella pilifera* Fries na rozklad lignocelulosnich blan dřevokasnými houbami // Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk Brno. 1951. N 326. S. 79–96.
- Red data book of East Fennoscandia* / H. Kotiranta, P. Uotila, S. Sulkava et Poltonen S.-L. (Eds.). Helsinki: Ministry of the Environment, Finnish Environment Inst. et Bot. Museum, Finnish Museum of Natural History, 1998. 351 c.
- Renwall P., Niemelä T.* Fungi on fungi. Wood-rotting basidiomycetes and their threatened successors // Fungi of Europe. Investigation, recording, conservation: Abstr. XI Congr. Eur. Mycol. Kew, England, 1992. P. 35.
- Rishbeth J.* Dispersal of *Fomes annosus* Fr. and *Peniophora gigantea* (Fr.) Massee // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1959. Vol. 42. P. 243–260.
- Rodlistade växter: Sverige* / Ed.: M. Aronsson, T. Hallingback, J.-E. Mattsson. Uppsala, 1995. 272 p.
- Roll-Hansen F., Roll-Hansen H.* Microorganisms which invade *Picea abies* in seasonal stem wounds. I. General aspects. Hymenomycetes // Eur. J. For. Path. 1980. Vol. 10. P. 321–339.
- Romell L.* Hymenomycetes of Lappland // Arkiv Fenn. Bot. 1911. Vol. 2, N 3. P. 1–35.
- Rote Liste der gefährdeten Grosspilze in Deutschland* / Ed. D. Berkert et al. Deutsche Gesellschaft für Mycologie e. V. Naturschutzbund Deutschland e. V. (NABU), 1992. 144 s.
- Rote Liste der Grosspilze Deutschlands* // Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. 1996. P. 369–408.
- Runge A.* Pilzsukzession auf Eichenstümpfen // Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westfalen. 1969. Vol. 31. N 32. S. 3–10.
- Runge A.* Pilzsukzession auf Laubholzstümpfen // Z. Pilzk. 1975. Vol. 47. N 1–2. S. 1–38.
- Runge A.* Pilzsukzession auf Kiefernstümpfen // Z. Mycol. 1986. Vol. 52. N 2. S. 429–437.
- Ryvarden L., Gilbertson R.L.* European Polypores. Part 1. Abortiporus — Lindtneria. Oslo: Fungiflora, 1993. P. 1–387.
- Ryvarden L., Gilbertson R.L.* European Polypores. Part 2. Meripilus — Tyromyces. Oslo: Fungiflora, 1994. P. 388–743.
- Schlenker G., Mühlhäusser G.* Site and the incidence of *Fomes* on Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karsten) // Proc. 5th Intern. Conf. on problems of root and butt rot in conifers. Kassel, Germany: Hann. Münden, 1980. P. 62–66.
- Shortle W.S., Ostrofsky A.* Decay susceptibility of wood in defoliated fir trees related to changing physical, chemical, and biological properties // Eur. J. Forest Pathol. 1983. Vol. 13. P. 1–11.
- Signalarter, Indikatorer på skyddsvärd skod.* (Flora över kryptogamer). Skogsstyrelsens Förlag, 2000. 384 p.
- Siepmann R. von.* Über die Lebensdauer der Stammfäuleerreger *Polyporus schweinitzii* Fr. und *Sparassis crispa* (Wulf. in Jacq.) ex Fr. in Kiefern Stubben // Eur. J. Forest Pathol. 1977. Vol. 7. N 4. S. 249–251.
- Sima I.* *Stereum sanguinolentum* (Fr.) Fr. un parazit periculos al arboretelor de moliddin judetul Suceava, vătămate prinrânire // Rev. padur. Ind. lemn. celul. si hîrtie. Silvicult. Si exploit. Padur. 1982. Vol. 97. N 5. S. 262–266.
- Sjostrom E.* Wood chemistry: fundamentals and applications. N.Y.; London; Toronto; Sydney: Acad. Press, 1981. 223 p.

- Soukup F.* Tri v CSR na smrku rostoucí belochogole (Three Polypores of *Tyromyces* group growing on spruce in the CSR) // *Lesnictví*. 1985. Vol. 31. S. 129–144.
- de Sousa E.M.R.* Insects — fungi relationships in the bark and ambrosia beetles: their role on the sanitary status and the management of forestry ecosystems // *Problems of Phytopatology and Mycology: Abstracts of IV International conference*. Moscow, 1997. P. 114–119.
- Spirin V.A.* *Tyromyces* P. Karst. and relation genera // *Mycena*. 2001. Vol. 1, N 1. P. 64–71.
- Spirin V.A., Zmitrovich I.V.* Notes on some rare polypores, found in Russia I: genera *Antrodiella*, *Gelatoporia*, *Irpex*, *Oxyporus*, *Pilatoporus* and *Porpomyces* // *Karstenia*. 2003. Vol. 43. P. 67–82.
- Spirin W.A., Zmitrovich I.V., Malysheva V.F.* Notes on Perenniporiaceae // *Folia Cryptogamica Petropolitana*. 2005. N 3. 67 p.
- Stalpers J.A.* The Aphyllophorales Fungi II. Keys to the species of the Hericiales // *Mycology*. 1996. N 40. 185 p.
- Stenlid J.* Population structure of *Heterobasidion annosum* as determined by somatic incompatibility, sexual incompatibility and isoenzyme patterns // *Can. J. Bot.* 1985. Vol. 63. P. 2268–2273.
- Stenlid J., Holmer L.* Infection strategy of *Hymenochaete tabacina* // *Eur. J. For. Path.* 1991. Vol. 21. P. 313–318.
- Tamminen P.* Butt-rot of Norway spruce in southern Finland // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1985. N 127. 52 p.
- Topič M.* Wood-inhabiting macromycetes characteristic in Europe for *Abies* or *Picea*, with a comparison of the hosts in North America and Far East // *Boletus*. 1991. Vol. 15. N 3. P. 69–76.
- Tortić M.* Characteristic species of Aphyllophorales (Fungi) in Mediterranean area of Yugoslavia // *Acta biol. Yugosl. G.* 1987. Zv. 13. N 2. S. 101–113.
- Turesson G.* The geotypic response of the plant species to the habitat // *Hereditas*. 1922. Vol. 3. P. 211–350.
- Vampola P.* Contribution to the knowledge of the polypore *Oxyporus corticola* // *Česká Mycol.* 1992. R. 46. P. 235–239.
- Vasiliauskas R., Stenlid J.* Spread of S and P group isolates of *Heterobasidion annosum* within and among *Picea abies* trees in central Lithuania // *Can. J. For. Res.* 1998a. 28. P. 961–966.
- Vasiliauskas R., Stenlid J.* Fungi inhabiting stems of *Picea abies* in a managed stand in Lithuania // *Forest Ecology and Management*. 1998b. Vol. 109. P. 119–126.
- Vasiliauskas R., Stenlid J., Johansson M.* Fungi in bark peeling wounds of *Picea abies* in central Sweden // *Eur. J. For. Path.* 1996. Vol. 26. P. 258–296.
- Wojewoda W., Ławrinowicz M.* Czerwona lista grzybów wielkoowocnikowych zagrożonych w Polsce // *Lista roślin zagrożonych w Polsce* / Ed.: K. Zazyk, W. Wojewoda, Z. Heinrich. Krakow, 1992. S. 22–56.
- Wall R.E.* Pathological effects of *Chondrostereum purpureum* in inoculated yellow birch and beech // *Can. J. Plant Pathol.* 1991. Vol. 13. N 1. P. 81–87.
- Yurchenko E.O.* Non-poroid aphyllophoraceous fungi proposed to the third edition of the Red Data Book of Belarus // *Mycena*. 2002. Vol. 2, N 1. P. 31–68.
- Yurchenko E.O., Vynaev G.V.* A rare polypore *Grifola frondosa* in Minsk City // *Mycena*. 2002. Vol. 2, N 1. P. 69–74.
- Zhukoff E.A.* Aphyllophorales (basidiomycetes) from Central Siberia // *Mycotaxon*. 1995. Vol. 53. P. 437–445.
- Zmitrovich I.V.* Some combinations in Polyporaceae: Sapienti sat // *Mycena*. 2001. Vol. 1, N 1. P. 91–93.
- Zmitrovich I.V.* Tremelloid, aphyllophoroid and pleurotoid Basidiomycetes of Veps Plateau (Northwest Russia) // *Karstenia*. 2003. Vol. 43. P. 13–36.
- Zmitrovich I.V., Malysheva V.F., Spirin V.A.* A new morphological arrangement of the Polyporales. I. Phanerochaetinae // *Mycena*. 2006. Vol. 6. P. 4–56.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1	
ИСХОДНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И МАТЕРИАЛЫ	10
1.1. Средства моделирования	10
1.2. Количественный учет грибов	15
1.3. Описание исследуемых участков	17
1.4. Объем работ	18
Глава 2	
ВИДОВОЙ СОСТАВ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА БЕРЕЗЫ В КОНТЕКСТЕ МИКОБИОТЫ УМЕРЕННОГО ПОЯСА	20
Schizophyllales	31
Phanerochaetales	39
Aleurodiscales	44
Stereales	45
Hyphodermatales	49
Fistulinales	64
Polyporales	64
Coriolales	65
Fomitopsidales	79
Perenniporiales	93
Ganodermatales	96
Hericiales	97
Hymenochaetales	98
Глава 3	
СУБСТРАТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА	108
3.1. Основные направления субстратной дифференциации	108
3.2. Особенности субстратной дифференциации грибов на древесине березы	112
3.3. Широотно-зональные особенности субстратных группировок ксиломи- кокомплекса и их индикаторные свойства	114
Глава 4	
КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ И КЛАСТЕРНЫЙ АНАЛИЗ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА	123
4.1. Построение корреляционной матрицы ксиломикококомплекса	123
4.2. Кластерный анализ ксиломикококомплекса	125
Глава 5	
ПОСТРОЕНИЕ ЕДИНОЙ МОДЕЛИ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА	138
5.1. Принципы построения матричной модели	138
5.2. Описание матричной модели	141
	259

Глава 6

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МОДЕЛИ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА	165
6.1. Диалектика аспектов	165
6.2. Экоморфологическое представление таксона	170
6.3. Анализ таксонов в экоморфологическом континууме	172

Глава 7

ДЕКОДИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА В КАЧЕСТВЕ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЯ	210
--	------------

Глава 8

О СИСТЕМНОМ ПОДХОДЕ К ОХРАНЕ РЕДКИХ ВИДОВ ГРИБОВ	222
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	234
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	238

Научное издание

Арефьев Станислав Павлович

СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ БИОТЫ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ

Редактор *Е.М. Шрам*
Художественный редактор *Л.В. Матвеева*
Художник *Н.А. Горбунова*
Технический редактор *Н.М. Остроумова*
Корректоры *И.Л. Мальшева, Л.А. Анкушева*
Оператор электронной верстки *Р.Г. Усова*

Сдано в набор 17.06.10. Подписано в печать 27.09.10. Бумага ВХИ. Формат 70×100 1/16. Офсетная печать.
Гарнитура Times ET. Усл. печ. л. 20,9. Уч.-изд. л. 18,1. Тираж 300 экз. Заказ № 342.

Сибирская издательская фирма «Наука» РАН. 630007, Новосибирск, ул. Коммунистическая, 1.
СП «Наука» РАН. 630077, Новосибирск, ул. Станиславского, 25.

1—342	2—342	3—342	4—342	5—342	6—342
7—342	8—342	9—342	10—342	11—342	12—342
13—342	14—342	15—342	16—342	17—342	
2 Заказ № 342	3 Заказ № 342	4 Заказ № 342	5 Заказ № 342	6 Заказ № 342	
7 Заказ № 342	8 Заказ № 342	9 Заказ № 342	10 Заказ № 342	11 Заказ № 342	
12 Заказ № 342	13 Заказ № 342	14 Заказ № 342	15 Заказ № 342	16 Заказ № 342	
17 Заказ № 342					